Nachlaß von Prof. N. Malta 401

FLORA

ODER

ALLGEMEINE BOTANISCHE ZEITUNG

FRÜHER HERAUSGEGEBEN
VON DER
KGL. BAYER. BOTANISCHEN GESELLSCHAFT IN REGENSBURG

NEUE FOLGE. VIERUNDZWANZIGSTER BAND

(DER GANZEN REIHE 124. BAND)

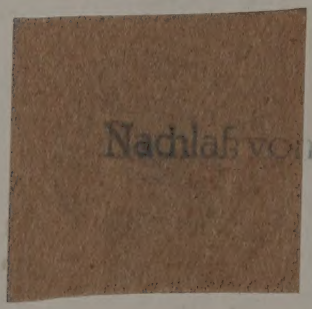
HERAUSGEBER: DR. K. GOEBEL
PROFESSOR DER BOTANIK IN MÜNCHEN

MIT 287 ABBILDUNGEN IM TEXT UND 7 TAFELN

JENA
VERLAG VON GUSTAV FISCHER
1930

1929:372

Alle Rechte vorbehalten
Printed in Germany



Inhaltsverzeichnis.

Seite

DOSTÁL, R., Versuche über die Massenproportionalität bei der Regeneration von Bryophyllum crenatum. Mit 4 Abbildungen im Text . . . . . 240—300

GOEBEL, K., Archegoniatenstudien. XVIII. Roraimafarne. Mit 18 Abbildungen im Text . . . . . 1—37

— Archegoniatenstudien. XIX. Ähnlichkeiten und Parallelbildungen bei Farnen. Mit 20 Abbildungen im Text . . . . . 367—409

— Archegoniatenstudien. XX. Farne mit punktierten Blättern. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 410—422

— Die Deutung der Characeen-Antheridien. Ein Versuch. Mit 3 Abbildungen im Text . . . . . 491—498

HAYATA, BUNZO, Über die systematische Bedeutung des stelären Systemes in den Polypodiaceen. Mit 17 Abbildungen im Text und Taf. I—II . . . . . 38—62

JANSE, J. M., Die „Suchbewegungen" der Pflanzen. Mit 8 Abbildungen im Text . . . . . 119—151

KOMÁREK, V., Zur experimentellen Beeinflussung der Korrelationstätigkeit von epigäischen Keimblättern . . . . . 301—314

KUGLER, HANS, Blütenökologische Untersuchungen an Bryonia dioica Jacq. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 94—118

MENGE, FRIEDRICH, Die Entwicklung der Keimpflanzen von Marchantia polymorpha L. und Plagiochasma rupestre (Forster) Stephani. Mit 7 Abbildungen im Text und Tafel III—VII . 423—476

MIRSKAJA, LJUBA, Ergänzungsvorgänge an längsgespaltenen Stämmen von Mirabilis Jalapa. Mit 10 Abbildungen im Text . . . . 315—332

ORTH, REINHARD, Vergleichende Untersuchungen über die Luftkammerentwicklung der Marchantiaceen mit Berücksichtigung ihrer Infloreszenzen. Mit 78 Abbildungen im Text . . . . . 152—203

SCHMALFUSS, KARL, Untersuchungen über die interkalare Wachstumszone an Glumifloren und dikotylen Blütenschäften. Mit 7 Abbildungen im Text . . . . . 333—366

SCHWARTZ, W. und SCHWARTZ, HANNA, Algenstudien am Golf von Neapel. Mit 9 Abbildungen im Text . . . . . 215—239

Seite

SCHWARTZ, W., Studien über die „Blattformen" von Caulerpa prolifera. Mit 3 Abbildungen und 5 Tabellen im Text . . . . . 477—490

SOKOLOWSKAJA, A., Über die Schleimorgane der Myriophyllum-Arten und ihre Überwinterungsweise, als systematische Merkmale. Mit 6 Abbildungen im Text . . . . . 204—214

SOMMER, BERTA-SIBYLLE, Über Entwicklungshemmungen bei Samenanlagen. Mit 83 Abbildungen im Text . . . . . 63—93

Eingegangene Literatur 214, 499

Archegoniatenstudien.

Von **K. Goebel.**

XVIII. Roraimafarne.

Mit 18 Abbildungen im Text.

Vorbemerkung: Wenn der Reihe der „Archegoniatenstudien", die sonst teils entwicklungsgeschichtlichen, teils ökologischen, teils Verwandtschaftsproblemen gewidmet waren, im folgenden zunächst die Beschreibung zweier neuer Farnarten hinzugefügt wird, so bedarf dies einer Entschuldigung. Der Verfasser hat sich mit der Artabgrenzung bei Farnen sonst nicht befaßt. Die hier gemachte Ausnahme hat einen persönlichen und einen sachlichen Grund.

Als der Verfasser 1891 in Britisch Guyana weilte, war es sein dringendster Wunsch, das berühmte Roraimagebirge zu besuchen.

Der Roraima liegt unter 5° nördlicher Breite, 60° 48' westlicher Länge von Greenwich. Er erreicht eine Höhe von über 2800 m. Er erhebt sich steil abfallend und besteht meist aus Sandstein, der durch Verwitterung und Erosion stark zerklüftet ist. Er liegt dem aus Granit und Gneis bestehenden von Osten nach Westen streichenden Guyanamassiv auf, aus dessen Auflösung und Verwitterung der Sandstein wohl hervorgegangen ist. Das geologische Alter dieses Massivs ist, da Fossilien bis jetzt nicht bekannt geworden sind, unbekannt. Es gehört aber wahrscheinlich dem Mesozoikum, vielleicht der Trias an. Mein verehrter Kollege Broili machte mich aufmerksam auf Dalton, „On the geology of Venezuela", Geol. Magazine 1912, Vol. 9, S. 203 Jedenfalls liegt ein altes Massiv vor, dessen höchste Erhebungen wie eine Insel über die Umgebung hervorragen.

Daß der Roraima ein botanisches Eldorado ist, geht schon aus den Schilderungen von Schomburgk und Appun hervor. (R. Schomburgk, „Reisen in Britisch Guyana", Leipzig 1847—1848, 2, S. 152 bis 300; F. Appun, „Unter den Tropen", Jena 1871, 2, S. 105—384.

1929.372

Mein Wunsch, dieses Gebiet kennen zu lernen, scheiterte aber daran, daß eine Fahrt nach dem Roraima die Ausrüstung einer Expedition erfordert hätte, deren Kosten die bescheidenen Mittel, die zur Verfügung standen, weit überschritten hätten. Nur zwei Roraimapflanzen — die an Ort und Stelle zu sehen schon allein die Fahrt gelohnt hätte — konnten später lebend untersucht werden — Utricularia Humboldtii [1]) und Heliamphora [2]) nutans.

Wenn also jetzt (kurz „vor Toresschluß") mir eine kleine Sammlung von Roraimafarnen zugänglich wurde, so waren mir diese schon aus dem angeführten persönlichen Grunde besonders willkommen. Außerdem sind sie, wie aus dem Folgenden hervorgehen dürfte, auch an sich von erheblichem Interesse. Gesammelt wurden diese Farne mit anderen hier nicht besprochenen von Herrn Dr. Ph. von Luetzelburg, der an der Grenzbesichtigungsreise des brasilianischen Generals M. C. Rondon als Botaniker teilnahm und dabei auch die schwierige Besteigung des Roraima ausführte.

Was die klimatischen Verhältnisse betrifft, so zeigen schon die zahlreichen Flüsse und Bäche, die vom Roraima ausgehen, wie groß dort die Niederschlagsmenge sein muß.

Eine sehr anschauliche Schilderung des Roraimagebirges hat E. im Thurn [3]) gegeben.

Er hebt hervor, wie ungemein feucht es dort sei und daß wahrscheinlich nur wenig andere so kleine Gebiete durch so bedeutende Eigentümlichkeiten sich von der Flora der Umgebung unterscheiden. „In brief, the district of Roraima is, from a botanical point of view chiefly interesting as an oasis clothed with vegetation distinct from that of the country which immediately surrounds it . . . ."

Eine Liste der Besucher des Roraima bis 1901 ist gegeben in der Abhandlung von N. E. Brown „Report on two botanical collections made by Messrs. F. V. Mc. Connell and I. I. Quelch at Mount Roraima in British Guyana. (Transactions of the Linnean Society 2 Ser. Botany Vol. 6 part 1, 1901.) Dazu kamen in späterer Zeit: E. Ule, Koch-Grünberg u. a. Auch Ule [4]) sagt vom „Roraima": „Meist ist das

---

1) Goebel, Pflanzenbiolog. Schilderungen, S. 149, ferner:

2) S. Krafft, Zur Kenntnis der Sarraceniaceen-Gattung Heliamphora. Diss. 1896.

3) The botany of the Roraima Expedition of 1884. Trans. of the Linnean society. Sec. series Vol. II Botany. London 1884—1887.

4) E. Ule, Die Vegetation des Roraima, Beibl. zu Englers Jahrbüchern, Bd. 52, 1915, S. 46.

Klima naß und kühl, und heitere Tage sind dort oben selten, weshalb der Name Roraima auch Nachtberg bedeutet."

Ähnlich äußert sich Koch-Grünberg[1]). „Es regnet in der nächsten Umgebung dieses gewaltigen Gebirges, auch in der Trockenzeit, fast täglich. Schon eine Tagereise weiter südlich scheint eine ganz andere Zone zu herrschen. Gewöhnlich zeigen sich die Felsen nur frühmorgens kurz nach Sonnenaufgang in voller Klarheit. Mit der zunehmenden Erwärmung bilden sich an den senkrechten Wänden zunächst leichte Nebelstreifen, die mit der fortschreitenden Tageszeit immer dichter werden und bald das herrliche Landschaftsbild wie mit einem Schleier verhüllen.

Wenn die Sonne den Zenit überschritten hat, wird die Stimmung immer düsterer. Aus der tiefen Einsenkung zwischen den Zwillingsfelsen brodelt es hin und her von drohenden Gewitterwolken, die sich immer mehr zusammenballen und sich gewöhnlich gegen 3 Uhr nachmittags in einem Sturm und darauffolgendem Regenguß entladen."

Dabei wehen auf dem Plateau heftige Winde, namentlich von Südost, und die Temperatur ist sehr niedrig.

Wir haben es also mit einer Vegetation zu tun, die großer Luftfeuchtigkeit, sehr reichlichen Niederschlägen und starken Winden, bei klarem Himmel aber intensiver Belichtung ausgesetzt ist. Es soll gezeigt werden, daß diesen klimatischen Verhältnissen auch der Bau der untersuchten Farne entspricht, wenn auch bei den verschiedenen Formen in verschiedener Weise.

1. Hymenophyllopsis dejecta n. g.

Unter Nr. 21 594 sammelte Dr. von Luetzelburg auf Porphyr bei Arapopo[2]) ein Farnkraut, das, wie er anführt, von den Macuxi-Indianern mit dem Namen „Curacumurâ" bezeichnet werde. Das deutet wohl darauf hin, daß es in größerer Menge vorkommt, denn eine seltene, nicht durch Größe und andere Eigenschaften auffallende Pflanze würde wohl kaum die Aufmerksamkeit der Eingeborenen auf sich gezogen haben. Vielleicht fand sie bei diesen übrigens auch medizinische Anwendung, sie ist, wie gezeigt werden soll, sehr gerbstoffreich. Damit überein stimmt ein Farnkraut, das unter Nr. 21 638 in den Felsspalten des Roraimagipfels in 2850 m Höhe gesammelt wurde.

1) Th. Koch-Grünberg, Vom Roraima zum Orinoco. Mitt. d. Geogr. Ges. München, Bd. 12, 1917, S. 43.

2) Das ist wohl derselbe vom Roraima herabstürzende Fluß, den Appun (a. a. O. I p. 231) Ara-bopú nennt.

Diese Pflanze gehört wohl zu den merkwürdigsten aller Farne, wie aus dem Folgenden hervorgehen dürfte. Sie ist in keiner der bekannten Gattungen unterzubringen und mag deshalb als Hymenophyllopsis bezeichnet werden.

Sie besitzt ein Rhizom, das auffällt durch die zahlreichen schmalen rotgelben Schuppen, von welchen es dicht umgeben ist. Diese Schuppen erreichen eine Länge von über 2 cm, bei einer Breite von 0,5—1 mm. Sie laufen in eine schmale, aus einer Zellenreihe bestehende Spitze aus. Der Inhalt der Zellen ist verschwunden. Die Färbung der Schuppen beruht einerseits auf der der Zellwände, die ziemlich dünn sind, andererseits sind in den Zellen den Wänden angelagerte rotgelbe Inhaltsreste vorhanden, welche bei ungenauer Beobachtung die Schuppen als „cla-

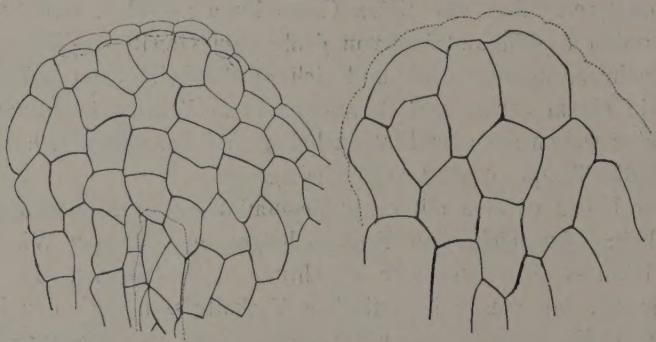


Fig. 1. Hymenophyllopsis dejecta. Ein Blattstück in Oberansicht bei hoher Einstellung (links), welche nur die oberen Zellen erkennen läßt, und bei tieferer (rechts), welche die Zellen der Mittelschicht zeigt. Die unteren Zellen springen am Rande vor (etwa 70 × vergr.).

thrat“ erscheinen lassen könnten. Jedenfalls war auch der Zelleninhalt gerbstoffreich. An der Basis sind die Schuppen kleinzelliger und dunkel gefärbt. Dort sind sie der Sproßachse (bzw. den Blattstielen) eingefügt. Sie sind also nicht schildförmig wie manche andere Farnspreuschuppen. Der Rand der Schuppen ist meist glatt, gelegentlich treten zahnartige Vorsprünge auf. Diese finden sich namentlich an den Übergängen von Schuppen zu Haaren im oberen Teil des Blattes.

Die Blätter besitzen einen Stiel von 4—5 cm Länge, an dessen Basis sich ähnliche, nur kürzere Schuppen als am Rhizom befinden. Nach oben hin gehen diese in schmälere über. Schließlich findet man auf den Blattnerven und auch auf der Blattfläche jüngerer Blätter noch Haare, bei denen namentlich die Endzellen (offenbar durch gerbstoffartige Stoffe) dunkel gefärbt sind.

Die deltoide dreifach „gefiederte“ Spreite war in einem als Beispiel gewählten Falle 7 cm lang, an der breitesten Stelle 3 cm breit. Die Fiedern 2. Ordnung zeigen deutlich gabelige Verzweigung. Die einzelnen Teilblättchen sind von einem Nerv durchzogen, der durch seine dunkle Färbung auffällt.

Weicht man ein Blatt in verdünnter Kalilauge auf, so erhält man eine braune Brühe; die Fiedern eines solchen aufgeweichten Blattes

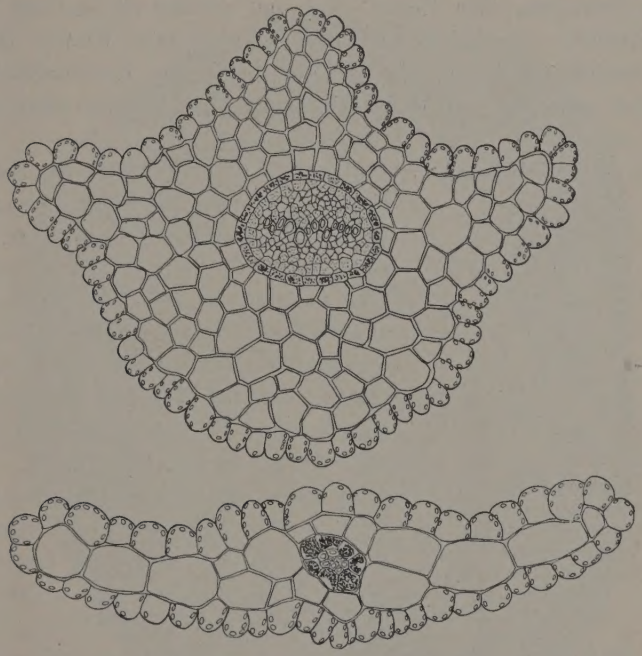


Fig. 2. Hymenophyllopsis dejecta. Unten Querschnitt durch einen Blattzipfel. Die gerbstoffreiche Endodermis umschließt ein nur aus Tracheiden bestehendes Leitbündelende. Oben Querschnitt durch eine Blattspindel (etwa 90 × vergr.).

waren nach der Unterseite hin eingebogen (daher der Artname „dejecta“).

Die erste Eigentümlichkeit des Blattes ist eine anatomische: es war auf den Blättern keine Spur von Spaltöffnungen anzutreffen, ebensowenig sind Interzellularräume oder eine durch Chlorophyllmangel und andere Eigentümlichkeiten vom übrigen Blattgewebe verschiedene Epidermis vorhanden. Schon die Flächenansicht (Fig. 1) läßt erkennen, daß das Blatt — von den Nerven und deren Umgebung abgesehen — aus drei Zellschichten besteht: einer oberen und unteren kleinzelligen,

einer mittleren großzelligen. Die Zellen der beiden ersteren sind chlorophyllhaltig, dünnwandig und papillös nach außen gewölbt. Manchmal sind zwei Nachbarzellen auf einem Schnitt sogar ganz von einander getrennt. Es ist wohl anzunehmen, daß die zahlreichen kleinen Chlorophyllkörper beweglich sind, und die gewölbten Außenwände eine Linsenwirkung ausüben können. Sie sind offenbar leicht benetzbar und können Wasser festhalten und aufnehmen. Die Mittelschicht scheint kein Chlorophyll zu enthalten, ihre Zellen sind viel größer als die der beiden Außenschichten. Sie haben auch derbere, getüpfelte Wände. Der Inhalt ist vielleicht schleimhaltig und dient wohl der Wasserspeicherung. Doch wird sich das nur durch Untersuchung lebender Pflanzen entscheiden lassen.

Die Braunfärbung der Nerven beruht darauf, daß sie von Zellen mit dunkel gefärbtem Inhalt umgeben sind. Ursprünglich führen sie den rötlichen Inhaltstoff, der unten von der Endodermis der Stele zu erwähnen sein wird und sich auch in einzelnen Zellen der äußeren Zellschicht der Blätter findet. Zellen mit braun gefärbten Wänden, die häufig vorkommen, erhalten diese Färbung wohl erst nach dem Absterben des Inhalts.

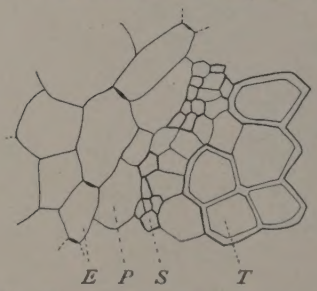


Fig. 3. Hymenophyllopsis dejecta. Teil eines Querschnitts durch den äußeren Teil der Solenostele, *E* Endodermis, *P* Perizykel, *S* Siebröhren, *T* Tracheiden.

Auch alle anderen Leitbündel besitzen eine solche gerbstoffhaltige Endodermis. Gerbstoffgehalt der Endodermiszellen ist auch für einige andere Farne bekannt. So führt z. B. Russow[1]) an, daß die Endodermiszellen von Marsilia Gerbstoff in reichlicher Menge führen, der, früh auftretend, mit der Zeit sich sehr anhäuft und zur Zeit der Vegetationsruhe meist an eine hellgelbliche ölartige Flüssigkeit gebunden, das Lumen der Zelle erfüllt.

Weniger häufig scheint ein reicher Gerbstoffgehalt der Endodermis bei isosporen leptosporangiaten Farnen zu sein. Gwynne-Vaughan[2]) führt z. B. für Loxsoma Gerbstoff für die Endodermis an.

Die Zellwände der Endodermiszellen erscheinen zunächst ziemlich gleichmäßig verdickt. Wenn man aber einen Schnitt durch einen dickeren

1) E. Russow, Vergl. Untersuchungen der Leitbündelkryptogamen. Mém. de l'acad. impér. de sciences de St. Petersbourg, 7. sér., T. 19, 1872, S. 11.

2) T. Gwynne-Vaughan, Observations on the anatomy of solenostelic ferns. Loxsoma. Annals of botany, vol. 14 (1901), p. 78.

Nerven mit Javellescher Lauge aufhellt, kann man deutlich auf den radialen Seitenwänden einen durch seine Lichtbrechung von der übrigen Membransubstanz unterschiedenen Streifen erkennen (Fig. 3), den wir wohl unbedenklich als Caspary-Streifen bezeichnen dürfen. Die braune Brühe, die nach Einbringen von Blatteilen in Kalilauge entsteht, ist jedenfalls durch den reichen Gerbstoffgehalt bedingt. Dieser läßt sich auch durch Blaufärbung des Inhaltes mit Eisenchlorid nachweisen.

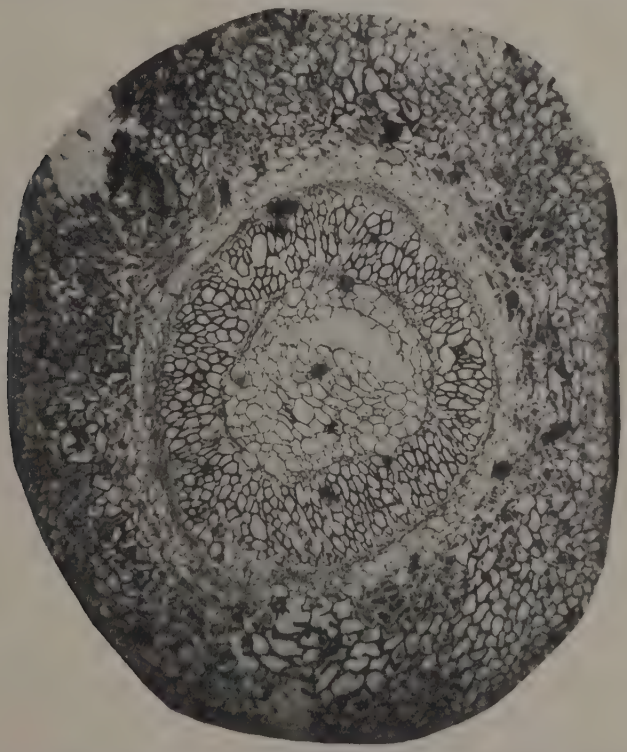


Fig. 4. Hymenophyllopsis dejecta. Querschnitt der Sproßachse. Amphiphloeische Solenostele im Zentrum.

Die Blätter sind an dem Rhizom ringsherum angeordnet. In jedes treten zwei Leitbündel ein, die weiter oben miteinander verschmelzen. Die Auszweigungen dieses Doppelbündels sind anfangs bikollateral, dann verliert sich erst der eine und dann auch der andere Siebteil, so daß die Bündelendigungen nur noch Tracheiden aufweisen (Fig. 2 unten).

Ein Querschnitt durch das Rhizom ergibt zunächst das Fehlen von Sklerenchym. Das parenchymatische stärkeführende Gewebe gliedert sich in einen äußeren Teil mit braungefärbten Zellwänden und einen inneren mit farblosen. In alten Rhizomteilen ist auch der innere Teil braun gefärbt.

Im Zentrum liegt eine amphiphloeische Solenostele (Siphonostele) (Fig. 4). Der Siebteil ist auf der Außenseite stärker entwickelt als auf der Innenseite. Diese ist ebenso wie die Außenseite von einer gerbstoffhaltigen Endodermis überzogen.

Da, wo Blätter abgehen, ist die Siphonostele durch eine, offenbar kurze Blattlücke unterbrochen. In Fig. 5 sieht man die beiden Leit-

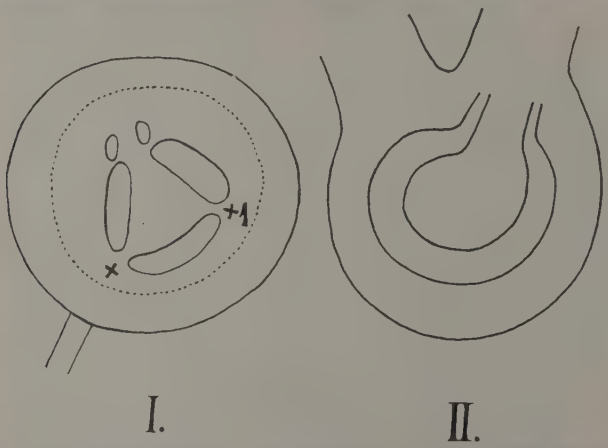


Fig. 5. Hymenophyllopsis dejecta. *I* Querschnitt durch eine Sproßachse mit drei Blattlücken, punktiert die Grenze zwischen hellem und dunkel gefärbtem Parenchym. *II* Querschnitt durch eine Sproßachse mit einer Blattlücke. Man sieht die zwei in ein Blatt einbiegenden Leitbündel. (Schwach vergr.)

bündel, welche in das Blatt eintreten. Sowohl die Endodermis als der meist einschichtige Perizykel können perikline Teilungen erfahren. Die anderen anatomischen Verhältnisse mögen unerörtert bleiben.

Im Blattbau spricht sich einerseits in dem Fehlen von Spaltöffnungen eine extrem hygrophytische Ausbildung aus, andererseits ist in dem Vorhandensein der Zellen mit farblosem Inhalt, die nach der oben gemachten Annahme auch als Wasserspeicher dienen, eine Einrichtung, die das Überstehen von Trockenperioden erleichtert, gegeben. Es wird später zu erörtern sein, wie weit auch bei den anderen besprochenen Roraimafarnen Ähnliches vorkommt.

Zunächst sei der Blattbau verglichen mit dem anderer hygrophytisch ausgebildeter Farne.

Einen solchen, zu der Gruppe der Polypodiaceen gehörigen (Asplenium obtusifolium), hatte ich 1890 in Venezuela zu beobachten Gelegenheit. Ich übergab ihn einem jüngeren Fachgenossen zur Bearbeitung[1]). Es ist eine merkwürdige Übereinstimmung, daß auch bei Asplenium obtusifolium („f. aquatica") die Zahl der Zellschichten im Blatte meist 3 beträgt[1]), und daß mit den Spaltöffnungen auch die Interzellularräume fehlen. Indes unterscheiden sich nach Giesenhagen die Zellen der äußeren Schichten weder an Form noch an Größe, noch auch bezüglich der Ausbildung der Wände wesentlich von den Zellen der Mittelschicht, während bei Hymenophyllopsis das, wie angeführt, der Fall ist. Es ist klar, daß diese Vereinfachung des anatomischen Baues eine Hemmungserscheinung ist, wie sie auch für Wasserpflanzen früher nachgewiesen wurde[2]). Die Gewebegliederung bleibt auf einem frühen Entwicklungsstadium stehen. In diesem Fall auf dem, in welchem noch keine Interzellularräume und keine perikline Teilungen (außer einer) aufgetreten sind. Der einfache Blattaufbau der Hymenophyllaceen dagegen kommt entwicklungsgeschichtlich auf andere Weise zustande, durch andere Segmentation der Randzellen. Bei den Hymenophyllaceen, deren Blattfläche aus mehreren Zellenlagen besteht, führen nach Giesenhagen[3]) fast ausschließlich die Zellen der äußeren Schichten Chlorophyll. Bei Trichomanes reniforme, Hymenophyllum dilatatum und Hymenophyllum scabrum enthalten sowohl die Zellen der Blattober- als die der Blattunterseite Chlorophyllkörper, bei Trichomanes Hildebrandii nur die äußerste Schicht der Blattoberseite. Auch diesen aus mehreren Zellschichten aufgebauten Hymenophyllaceenblättern fehlen die Interzellularräume. Aber keine davon besitzt die eigentümlich durchsichtige Mittelschicht der Hymenophyllopsisblätter. Auch kommen, wie Bower[4]) nachgewiesen hat, die mehrschichtigen Blätter von Trichomanes reniforme meist auf andere Weise zustande als die der anderen Farne, — sie zeigen dasselbe Randzellenwachstum wie andere Hymenophyllaceen und werden (wenigstens gewöhnlich) durch perikline Teilungen mehrschichtig, während dies bei den übrigen leptosporangiaten Farnen mit keilförmigen Randzellen von vornherein eintritt.

Daß die genannten hygrophilen Farne mit vereinfachtem Blattbau auf Standorte mit großer Luftfeuchtigkeit angewiesen sind (wenn auch manche davon zeitweilige Austrocknung vertragen können), braucht kaum erwähnt zu werden.

1) Vgl. Giesenhagen, Über hygrophile Farne. Flora 76 Bd. 1892, S. 701.
2) Vgl. Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, S. 286 u. a.
3) K. Giesenhagen, Die Hymenophyllaceen. Flora 73 (1890), S. 449.
4) F. O. Bower, The Ferns III, S. 236.

Es fragt sich nur, wie weit das auch auf die Roraimafarne zutrifft. Daß dieses Gebiet eines der nebel- und niederschlagreichsten ist, wurde oben schon betont. Aber wie weit Hymenophyllopsis etwa auch Trockenperioden überstehen kann, ist natürlich nur an lebenden Pflanzen festzustellen.

Die zweite Eigentümlichkeit wird durch die Sorusbildung dargeboten. Die Sori finden sich nahe den Spitzen der Blatteile. Sie haben ein Indusium, das sie von hinten her bedeckt und ausgezeichnet ist durch seine Gestalt und seinen Bau. Es ist am Rande meist gelappt (Fig. 6) und chlorophyllhaltig, nicht häutig, wie sonst viele andere Indusien. Es besitzt den anatomischen Bau der Spreite, also die drei oben erwähnten Zellschichten, doch nie ein Leitbündel. Im übrigen kommen in der Gestaltung des Indusiums und des Blattzipfels, an dem es steht, viele Schwankungen vor. Meist steht das Indusium deutlich auf der Unterseite, erreicht also den Blattrand nicht (Fig. 6). Aber zuweilen ist das letztere, wenigstens auf einer Seite, doch der Fall (Fig. 7). Ebenso schwankt die Ausdehnung des Zusammenhanges von Indusium und Blattzipfel. Bald, und das ist der häufigste Fall, ist es nur an seiner Basis angeheftet, in extremen Fällen ist nur der obere Rand frei.

Fig. 6. Hymenophyllopsis dejecta. Blattfieder von unten, schwach vergr. Zwei Sori mit gezacktem Indusium mit einzelnen durchschimmernden Sporangien sind sichtbar.

Der Sorus steht am Ende eines Nerven, dessen Tracheiden die übliche Erweiterung zeigen, aber nur von wenig Parenchymzellen nach außen bedeckt sind, wie denn auch nur ein wenig ausgebildetes Gewebepolster die Plazenta darstellt.

Bei manchen Soris hört die Nervenbildung mit der Sorusbildung auf: dann sind also sowohl das Indusium als die gegenüberliegende Blattfläche nervenlos. Bei anderen findet eine Fortsetzung des Nerven statt, und zwar entweder annähernd median oder seitlich. Im letzteren

(wie es scheint häufigsten) Fall pflegt dann das Indusium diesem Fortsetzungsnerven noch ein Stück weit angewachsen zu sein (Fig. 10, *J*). Auch wenn es quer zum Nerven steht, hängt es (wie erwähnt) bald nur an der Basis, bald höher hinauf rechts und links mit der Blattfläche zusammen.

In jüngeren Blättern findet man das Indusium öfters ebensolang oder sogar noch etwas länger als den ihm gegenüberliegenden Blattteil. Dieser kann offenbar nach Anlegung des Sorus noch weiter wachsen und dabei auch eine Verzweigung einleiten, und erhält dabei ein bis zwei Leitbündel, während das Indusium sein Wachstum früher einstellt und gegen den Rand zu zweischichtig, dann einschichtig wird. Sollte der Sorus marginal angelegt werden, so wäre diese Gestaltung des einen Indusiumlappens der erste Schritt zur Verlegung des Sorus auf die Unterseite. Nur würde er nicht weiter geführt.

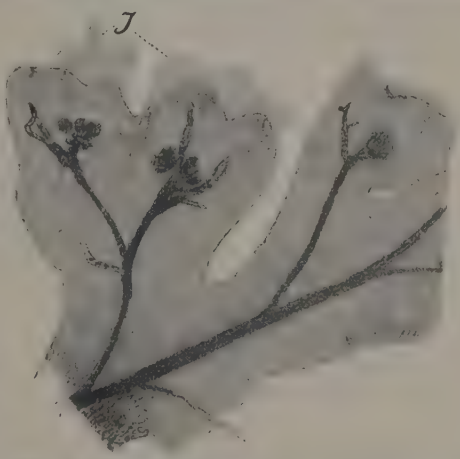


Fig. 7. Hymenophyllopsis dejecta. Stück einer Blattfieder von oben, schwach vergrößert. Die Indusien (*J*) der beiden Sori überragen den Blattrand.

Eine Plazenta tritt im Sorus nur wenig hervor. Das Zellpolster, auf welchem die Sporangien stehen, gleicht mehr dem eines Dennstaedtia-Sorus als der Plazenta einer Cyatheacee. Das mag damit zusammenhängen, daß der Sorus nur wenige Sporangien enthält. Ich fand als höchste Zahl 5, häufiger 4. Es konnten allerdings nur ältere Sori untersucht werden, so daß es sich fragt, ob nicht zuweilen eine größere Zahl von Sporangien angelegt wird. Außer den Sporangien kommen auf der Plazenta auch noch Zellreihen (Haare) vor, die man, da sie nur wenig hervortreten, wohl kaum als Paraphysen bezeichnen kann, zumal sie nicht in allen Soris vorhanden sind. Gelegentlich traf ich an der Plazenta auch Zellflächen oder Zellkörper, die wohl als verkümmerte Sporangienanlagen betrachtet werden können.

Die Sporangien zeigen die dritte Merkwürdigkeit.

Sie sind groß (400 μ lang, 280 μ breit). Sie besitzen einen kurzen, im Querschnitt mehrzelligen Stiel, der leicht abbricht. Das

erfolgt, wie es scheint, auch bei der Ausschleuderung der Sporen, da man leere Sporangien vielfach auf den Blättern antrifft.

Nach dem Habitus der Pflanze würde man ein Hymenophyllaceen- oder Polypodiaceensporangium erwarten. Aber es zeigt vielmehr am meisten Übereinstimmung mit dem der Cyatheaceen, namentlich dem von Alsophila. Das spricht sich schon in der äußeren Gestalt aus.

Das Alsophilasporangium (Fig. 8) ist keulenförmig, es ist nahe seinem oberen Ende am breitesten. Dieses obere Ende ist nach der Unterseite hin etwas abgebogen. Deshalb sieht man in der Oberansicht (Fig. 8, *4*) den oberen Teil des Anulus nicht. Dieser führt, wie die Seitenansicht (Fig. 8, *1*) zeigt (nachdem er erst fast gerade verlief), eine Biegung nach der Unterseite aus, die in Fig. 8, *1* links liegt. Die Oberseite *s* in Fig. 8, *2* und *4* ist konvex, die Unterseite (*i* Fig. 8, *2*) fast flach.

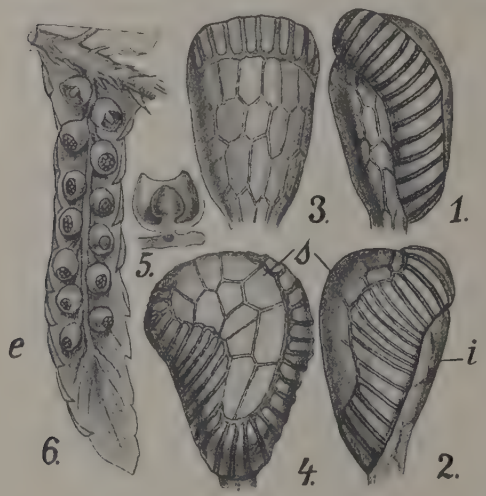


Fig. 8 (nach Lürssen). *1*—*4* Alsophila australis. Sporangien in verschiedener Lage, *1* und *2* Seitenansichten, *3* Unter-, *4* Oberansicht (in letzterer die Zellwände der Stomiumregion (links) (bei der Wiedergabe) zu dick gezeichnet), *s* supranulare, *i* infraanulare Wandfläche, *5* und *6* Cyathea elegans, *5* gehälfteter Sorus, mit Placenta (ohne Sporangien) und becherförmigem Indusium, *e* Blattfieder mit Soris von der Unterseite.

Ebenso ist beim Sporangium von Hymenophyllopsis die eine Seite (sie entspricht der supraanularen) stark konvex, die andere infraanulare flach, bzw. am oberen breiten Ende etwas nach dem Stiel hin abgebogen. Vor allem aber ist der Anulus ganz nach dem Cyatheaceentypus gebaut. Er läuft unten über den Stiel herüber (Fig. 9, *1*) und zeigt an dieser Stelle, wie der von Alsophila, besonders hohe Zellen. Betrachtet man ihn in der Seitenansicht (Fig. 9, *3*), so sieht man gleichfalls deutlich, daß er über den Stiel weg verläuft. Er erscheint ein Stück lang gerade und macht dann eine der Einbiegung der infraanularen Sporangienseite entsprechende Krümmung. Die Zahl der Anuluszellen schwankt etwa zwischen 17 und 25.

Die Stomiumregion zeichnet sich aus durch breite schmale Zellen mit rötlichem Inhalt. Diese Zellen greifen ebenso wie bei Alsophila

nach der Konvexseite des Sporangiums mehr über als nach der entgegengesetzten. Auch ihre Zahl ist keine gleichbleibende. In einem Falle zählte ich 5 Epistomium- und 8 Hypostomiumzellen, in einem anderen waren die Epistomiumzellen zahlreicher als die des Hypostomiums, z. B. 5:3. Ebenso hat, wie bei Alsophila die Zellfläche, welche die konvexe Sporangienwand bildet, eine geringere Zellenzahl als die Flachseite und weist (freilich nicht immer gleich deutlich) eine Einbuchtung auf, die aber schwächer ist als die bei Alsophila (Fig. 8, *4*). Das Sporangium ist also äußerlich viel stärker asymmetrisch als das der Polypodiaceen. Damit steht auch im Zusammenhang, daß die Rißlinie, nicht wie bei diesen, annähernd rechtwinkelig, sondern schief zur Längsachse des Sporangiums verläuft.

1 *2* *3* *4*

Fig. 9. Hymenophyllopsis dejecta. Sporangien stark vergrößert, in verschiedener Lage. *1* Supranulare Ansicht, der Ring geht über den kurzen Stiel weg, vielzellige Stomiumregion rechts, *2* Seitenansicht, Ring oben nur wenig abgebogen, *3* Seitenansicht von der Stomiumregion aus, *4* schräge Seitenansicht eines Sporangiums mit stark abgebogenem Ring.

Wie die Gestaltung des Sorus, namentlich die des Indusiums, keine überall gleiche ist, so zeigt auch die des Sporangiums Abänderungen. Es finden sich auch solche, deren Ring mehr gerade über den Scheitel verläuft und in denen die Einbuchtung der supraanularen Wandschicht zurücktritt (Fig. 9, *1*). Wenn man darin vielleicht eine Annäherung an die Gestaltung des Polypodiaceensporangiums sehen kann, so bleibt doch stets das Übergreifen des Ringes über den Stiel und die Gesamtgestalt des Sporangiums als wesentliches Merkmal erhalten.

Übrigens ist auch bei den Alsophila-Arten die Einbuchtung der supraanularen Wandschicht sehr verschieden stark ausgebildet, sie tritt zuweilen gar nicht hervor.

Nach der Sorusgestaltung, namentlich der Indusienbildung, hätte man auch eine Übereinstimmung mit den Sporangien der Dicksoniaceen erwarten können. Diese sind zwar im allgemeinen ähnlich gebaut wie die der Cyatheaceen. Aber es sind doch charakteristische Unterschiede

vorhanden. Bei den Cyatheaceen ist das Stück des Anulus, das über den Stiel hinwegläuft, aus besonders hohen Zellen aufgebaut und die Zellen der Stomiumregion sind so breit, daß sie meist eine Ausbuchtung in die obere Wandfläche bilden. Bei den Dicksoniaceen (untersucht wurde Cibotium Schiedei und Balantium antarcticum) nehmen die Anuluszellen nach unten (gegen den Stiel hin) an Größe ab. Sie gehen an den beobachteten Sporangien auch nicht über den Stiel herüber und die seitliche Einbuchtung der oberen Sporangienwand tritt kaum hervor. Das ganze Sporangium ist massiger als das keulenförmige Alsophilasporangium und enthält mehr Sporen als dieses. Ob man den Ring des Dicksoniaceensporangiums als vollständig bezeichnen will oder nicht, hängt davon ab, ob man die dünnwandigen Zellen, welche dem Ring am Stiel angrenzen, dem letzteren oder dem Hypostomium zurechnen will. Bei Bal. antarcticum würde der fertige Zustand mehr für die erstere Annahme sprechen, das Verhalten jüngerer Sporangien für die letztere, welche auch mit dem Verhalten der Cyatheaceen mehr übereinstimmt. Natürlich kann auch eine junge Hypostomiumzelle durch Teilung und Gestaltveränderung beim Wachstum sich im fertigen Zustand der Ausbildung der Stielzellen nähern. Entscheidend für die Abgrenzung wird immer die Entwicklungsgeschichte bleiben. Wenn man sich in einem Dickoniaceensporangium die ein bis zwei auf dem Stiel übergreifenden Ringzellen unverdickt und ähnlich wie die übrigen Wandzellen ausgebildet denkt, erhält man eine Annäherung an die Ausbildung des Polypodiaceensporangiums.

Die Angabe von Horvat[1]), Schnarf[2]) hat gezeigt, daß die Cyatheaceen und Dicksoniaceen verschiedene Sporangien besitzen, berücksichtigt nicht den weiteren Satz des genannten Autors (a. a. O. S. 570: „die allerdings eine gewisse Ähnlichkeit in der Beschaffenheit des Ringes aufweisen, welche als Hauptmerkmal für die Familie der Cyatheaceen herangezogen wird"). Von dem Standpunkt der polyphyletischen Entwicklung der Farne aus, wie ihn der Verfasser vertritt, fragt sich nur, ob die Sporangienbildung der Dicksoniaceen gemeinsame Eigenschaften mit der der Cyatheaceen hat. Diese Frage möchte ich nach wie vor bejahen.

Die Sporen von Hymenophyllopsis sind undeutlich tetraedrisch mit dünnem feinwarzigem Exospor und etwa 60 μ Durchmesser. Sie sind

1) Österr. bot. Zeitschrift 1923, S. 236.

2) K. Schnarf, Beitr. z. Kenntnis des Sporangienwandbaus. Sitz.-Ber. d. Ak. Wien 113 (1904).

chlorophyllos im Gegensatz zu denen mancher anderer hygrophiler Farne und keimen erst nach der Aussaat. Prothallien wurden leider nicht gefunden — ihre Gestalt würde natürlich von besonderem Interesse sein.

Wohin gehört nun diese Pflanze? Zunächst wird man nach dem Habitus und dem Bau der Blätter an die Hymenophyllaceen denken. Auch die Sorusbildung könnte man mit der von Hymenophyllum vergleichen. Bekanntlich besitzt dieses ein „zweilippiges" Indusium. Nun sind zwar gelegentlich auch bei Hymenophyllum die beiden Lippen von ungleicher Größe. Aber der Leitbündelverlauf beim Sorus ist ein anderer als bei Hymenophyllopsis.

Mettenius[1]) sagt darüber für die Hymenophyllaceen folgendes: „Bei der einfachsten Ausbildung des Fruchthaufens der Hymenophyllaceen, welche bei H. ciliatum und den Verwandten angetroffen wird, fehlt eine

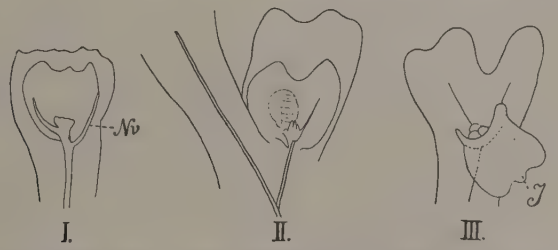


Fig. 10. Hymenophyllopsis dejecta, Blattzipfel mit Soris von unten, schwach vergrößert. *I* Von der Plazenta zweigt sich links und rechts ein Nervenast (*Nv*) ab. *II* Nur ein Nervenast geht (rechts) in den Blattzipfel. *III* Das Indusium *J* ist künstlich zurückgeschlagen, der Blattzipfel, in welchen zwei Nerven abgehen, hat sich verzweigt.

Auszweigung des fruchttragenden Nerven, bei seinem Übertritt in die Columella; bei der Mehrzahl der Arten von Hymenophyllum und Trichomanes wird die Ausbildung der Fruchthaufen dadurch komplizierter, daß dieselbe wie bei Arten von Davallia (Eu-Davallia) rechts und links einen Zweig abgibt, der an der Grenze des Schleiers von der Blattfläche oder an der Grenze der der oberen und unteren Seite des Blattes entsprechenden Hälften des Schleiers hinzieht." Er weist noch darauf hin, daß die Ausdehnung dieser „Schenkel" von der des röhrenförmigen Teiles des Indusiums abhängt. Nie sind aber bei Hymenophyllaceen — soweit meine Erfahrung reicht — die beiden Lippen des Indusiums oder eine davon mit einem Nervenbast ausgerüstet. Bei Hymenophyllopsis dagegen kann man von einem „zweilippigen Indusium" eigentlich nicht sprechen,

1) Mettenius, Über die Hymenophyllaceae. Abh. der math.-phys. Klasse der Kgl. Sächsischen Gesellschaft d. Wissensch. VII (1865), S. 479.

denn es liegt deutlich ein auf der Blattunterseite stehendes Indusium vor, das von dem gegenüberliegenden Blatteil, in welchen, wie wir sehen ein Blattnerv eintreten kann, verschieden ist. Das rückständige eigentümlich gelappte Indusium aber erhält nie einen Nervenast.

Ferner fehlt fast ganz die Plazenta, aus welcher bei den Hymenophyllaceen die Sporangien in absteigender Reihenfolge entstehen.

Die Sporangien selbst teilen mit denen der Hymenophyllaceen zwar die Kürze des Stieles. Aber die Einfügung des Sporangiums ist eine andere und ebenso der Verlauf des Anulus und die Gesamtgestalt des Sporangiums. Die Sporen erhalten im Gegensatz zu denen der Hymenophyllaceen kein Chlorophyll und keimen auch nicht innerhalb des Sporangiums.

Ebenso sind die Vegetationsorgane von denen von Hymenophyllum verschieden. Die Arten von Hymenophyllum (das allein zum Vergleich in Betracht kommt) haben ein dünnes kriechendes Rhizom. Der Vegetationspunkt ist nicht von Schuppen, sondern von Haaren bedeckt. Hymenophyllopsis dagegen hat ein radiäres Rhizom, an welchem Internodien nicht wahrnehmbar sind und einen dichten Schuppenpelz. Während die Hymenophyllaceen eine Protostele im Rhizom aufweisen, hat Hymenophyllopsis eine amphiphloische Solenostele. Sie kann also nicht zu Hymenophyllum gestellt werden.

Was die Schuppen betrifft, so sei auch folgendes bemerkt. Den Hymenophyllaceen werden allgemein statt der „Paleae“ anderer Farne Haare zugesprochen. (Die eigentümlichen Randschuppen von Trichomanes membranaceum kommen hier nicht in Betracht.) So sagt z. B. Bower[1]) „Flattened ramenta are absent“. Nur Eine Ausnahme wird in der Literatur angeführt, von Mettenius[2]): „Die einzige Annäherung an flächenförmig ausgedehnte Schuppen bieten diese Spreuhaare auf der Blattspindel von H. cristatum, wo neben ungeteilten oder zerschlitzten schildförmig befestigten Haaren noch schuppenförmige von verschiedener, aber stets geringer Größe angetroffen werden.“

„H. cristatum“ ist wohl ein Druckfehler für H. crispatum. Dieses gilt jetzt als Synonym von H. australe Willd. Bei dieser Art traf ich an der Stammknospe nur „Haare“ an. Der Blattstiel, die Blattspindel und die stärkeren Nerven trugen zahlreiche „Haare“ — chlorophyllhaltige Zellreihen, die wohl auch Wasser festhalten und aufnehmen

1) F. O. Bower, The ferns II, p. 234.

2) G. Mettenius, Über die Hymenophyllaceen. Abh. der math.-phys. Klasse der Königl. Sächsischen Gesellschaft der Wissenschaften VII, II. Leipzig 1864, S. 464.

werden. Sie sehen manchmal den ersten Keimungsstadien der Prothallien so ähnlich, daß man sie mit solchen verwechseln könnte. Aber schuppenförmige Gebilde traf ich an den untersuchten Blättern nicht an. Wo ich solche zunächst zu sehen glaubte, erwiesen sie sich immer als aus (offenbar beim Trocknen) verklebten Zellreihen bestehend. Wenn nun auch nicht anzunehmen ist, daß Mettenius sich durch solche Kunstprodukte hat täuschen lassen, so können doch etwa auftretende kleine Zellflächen nicht mit denen in eine Reihe gestellt werden, welche den Schuppenpelz von Hymenophyllopsis bilden, während bei Cyatheaceen bekanntlich solche Paleae in Menge auftreten. Sowohl die Vegetations- als die Fortpflanzungsorgane zeigen also deutlich, daß Hymenophyllopsis nicht zu den Hymenophyllaceen gehört.

Trotzdem halte ich es für nicht ganz ausgeschlossen, daß diese Gattung schon einmal, und zwar als eine Hymenophyllumart beschrieben worden ist. Vom Gipfel des Roraima hat Baker a. a. O. ein „Hymenophyllum dejectum" beschrieben, das in Hooker's Icones plantarum, III. ser., vol. VII, Pl. 1610 abgebildet wurde. Es hat Ähnlichkeit mit Hymenophyllopsis, im Habitus namentlich aber darin, daß die Blattstiele mit „paleis lanceolatis albidis" ausgerüstet sind (was sonst, wie erwähnt, bei keinem Hymenophyllum vorkommt!). Eine Übereinstimmung besteht auch darin, daß die Blätter beim Trocknen dunkel werden (wenigstens die älteren), und daß nach der ursprünglichen Diagnose das Indusium aus „valvis anguste serratis" bestehe. In der späteren Diagnose (Icones a. a. O.) heißt es: „indusii valvis rigidulis rotundatis truncatis vel leviter emarginatis". Es wurde oben erwähnt, daß das Indusium von Hymenophyllopsis meist gezackt ist. Aber die Abbildungen der Sori in den „Icones" stimmen nicht mit dem Verhalten von Hymenophyllopsis, die des Sporangiums (a. a. O. Pl. 1610, Fig. 6) schon gar nicht. Auch sind die Sori nicht „breviter pedicellati". Wenn also nicht etwa eine ganz ungenügende Untersuchung des „Hymenophyllum dejectum" vorliegt, kann es nicht mit Hymenophyllopsis identisch sein. Da ich keine Originalexemplare der Bakerschen Art untersuchen konnte, kann ich nichts darüber aussagen. Einstweilen möchte ich annehmen, daß ein so erfahrener Farnkenner wie Baker die Gattungszugehörigkeit seiner Pflanze richtig erkannte. Ich habe aber, um auf die Ähnlichkeit hinzuweisen, und eine eventuelle Namensänderung zu vermeiden, der von mir untersuchten Pflanze denselben Artnamen gegeben, wie Baker der seinigen.

Da der Autor sein H. dejectum als mit H. myriocarpum und H. polyanthos verwandt bezeichnet, untersuchte ich diese Arten. Sie haben

mit Hymenophyllopsis weder den anatomischen Bau, noch die Gestaltung der Sporangien gemeinsam. Die letzteren haben die für die Hymenophyllaceen eigenartige Ausbildung — bei H. polyanthos war die Sporangienwand mehrfach von den innerhalb des Sporangiums gekeimten Sporen durchbohrt. Das Rhizom ist, wie bei andern Hymenophyllumarten, kriechend und trägt keine Schuppen, nur Zellreihen, die Blattfläche ist, wie üblich, einschichtig. Als Übereinstimmung mit Hymenophyllopsis könnte man die namentlich bei H. myriocarpum (1890 von mir in Venezuela gesammelt) besonders deutlich hervortretende gelblichbraune Umhüllung der Blattnerven bezeichnen, die wohl auch hier auf Gerbstoffgehalt beruht. Dieser ist aber nicht so auffallend wie bei Hymenophyllopsis und findet sich wohl auch bei anderen Hymenophyllumarten.

Wenn also die beiden Arten — worüber ich mir kein Urteil erlauben kann — mit Bakers H. dejectum verwandt sein mögen — mit Hymenophyllopsis sind sie es nicht!

Nachdem die Nichtzugehörigkeit zu den Hymenophyllaceen nachgewiesen wurde, bleibt nach der Gestaltung des Indusiums eigentlich nur eine Übereinstimmung mit den Davalliaceen übrig, bei denen, wenigstens in der Regel, die Sori auch nahe dem Blattrand sitzen. Von diesen könnten, nach dem anatomischen Bau des Rhizoms, Wibelia und Lindsaya (einschließlich Odontosoria) in Betracht kommen.

Indes hat keine der Davalliaceengattungen (deren Hauptverbreitungsgebiet ja übrigens die alte Welt ist) ein Sporangium, wie wir es bei Hymenophyllopsis antreffen, sondern es sind normale Polypodiaceensporangien vorhanden. Man kann zwar ein teilweises Herübergreifen des Anulus auf den Stiel, auch z. B. bei Odontosoria und Lindsaya, beobachten, aber das Verhalten des Hymenophyllopsis-Ringes ist doch noch ein anderes — ebenso die Beschaffenheit des Indusiums.

Die Unterschiede gegenüber anderen Polypodiaceen, wie Cystopteris u. a., brauchen wohl kaum hervorgehoben zu werden. Man kann sich die Unterschiede der Sporangien von Cyatheaceen und Polypodiaceen grob folgendermaßen vorstellen: wenn man den Cyatheaceenanulus gerade streckt und unten so in den Stiel eindrückt, daß die Anuluszellen im Stiel verschwinden, erhält man ein Polypodiaceensporangium, das dann auch (wegen der Geraderichtung des Anulus) mit einem quer-, nicht mit einem schräggerichteten Riß aufspringt [1]).

Zu den Polypodiaceen kann also Hymenophyllopsis auch nicht gerechnet werden. Man könnte die Gattung nach der Ausbildung ihrer

1) Von den in einem bekannten Lehrbuch abgebildeten angeblichen Alsophila-Sporangien kann man nur sagen „schauderbar, höchst schauderbar!“

Sporangien als Zwergform der Cyatheaceen anschließen. Die Verzwergung würde sich aussprechen in der geringen Größe der Pflanze gegenüber den oft baumartigen Cyatheaceen und in der beträchtlichen Verringerung der Sporangienzahl und der Plazenta. Hand in Hand damit tritt auch die sonst bei Cyatheaceen übliche absteigende Reihenfolge in der Entwicklung der Sporangien nicht mehr hervor.

Dazu käme dann noch die hygrophile Rückbildung des Blattbaues. Auch hier aber entsteht eine Schwierigkeit: ein rückenständiges Indusium, wie wir es bei Hymenophyllopsis antreffen, ist unter den Cyatheaceen nur bei Hemitelia vorhanden — und auch dieser Gattung sprechen es manche Autoren ab. Die Sori von Hemitelia sind aber nicht endständig an einen Nerven, sondern rückenständig, und ihr Indusium ist so zart, daß man es vielfach nur als eine Spreuschuppe betrachtet hat. Man könnte in der Indusienbildung von Hymenophyllopsis eine verhältnismäßig primitive Ausbildung des rückenständigen Indusiums sehen, und einen Übergang zu dem der Dicksoniaceen, die man neuerdings von den Cyatheaceen vielfach ganz abgetrennt hat, meiner Ansicht nach nicht mit Recht.

Es ist möglich — wenn auch nicht eben wahrscheinlich —, daß der Sorus von Hymenophyllopsis randständig angelegt wird, wie dies bei Dicksonia der Fall ist. Dann würde das obere Indusium sich in die Verlängerung der Blattfläche stellen und das untere als Auswuchs der Blattunterseite erscheinen. Das obere Indusium würde stärker auswachsen als das untere und im Unterschied von diesem oft auch einen oder zwei Nerven erhalten. Man könnte für diese Annahmen auch die Übereinstimmung im Bau des unteren Indusiums und der Blattspreite anführen. Aber selbstverständlich kann darüber nur die Entwicklungsgeschichte entscheiden. Selbst dann aber, wenn der Sorus auf der Blattunterseite angelegt werden sollte, könnte man ihn von einem ursprünglich randständigen und seine Umhüllung von einer ursprünglich zweilippigen ableiten. Jedenfalls ist von Interesse, daß eine dem Sporangienbau nach den Cyatheaceen nahestehende Gattung ein rückenständiges Indusium besitzt. Das ist in dieser Gruppe (wie erwähnt) sonst nur bei Hemitelia vorhanden. Freilich in sehr vereinfachtem Aufbau. Bei Alsophila verschwindet es ganz, bei Cyathea (Fig. 8, *5* u. *6*) wurde es becherförmig. Das sind Anschauungen, die der Verfasser früher schon vertreten hat.

Die geringe Zahl der Sporangien und die damit im Zusammenhang stehende Reduktion der Plazenta sind kein Grund gegen die Annahme einer Verwandtschaft von Hymenophyllopsis und den Cyatheaceen.

Unter den Luetzelburgschen Farnen befand sich eine Alsophila, die höchstens 7 Sporangien im Sorus besaß und eine dieser geringen Zahl entsprechende Plazenta. Das ist ein Verhalten, welches sich dem von Hymenophyllopsis erheblich nähert.

Wenn es also auch möglich ist, Hymenophyllopsis den Cyatheaceen anzuschließen, so kann man sie doch auch als Vertreterin einer eigenen Gruppe betrachten, ähnlich wie dies bei Plagiogyria, Loxsoma u. a. der Fall ist. Die erstere hat Sporangien mit einem schiefen Ring: dieser gleicht, wie Bower nachwies, dem der Dicksoniaceen. In der Sorus- und Indusienbildung sind aber beide Gattungen durchaus verschieden.

Ebensowenig kann Hymenophyllopsis zu den Loxsomaceen gestellt werden. Daß diese in ihrer Sporangienstruktur den Cyatheaceen nahestehen, hat Verf. früher nachzuweisen versucht. Aber sowohl die Sporangiengestalt als das Indusium von Loxsoma sind anders als bei Hymenophyllopsis. Eine Verwandtschaft besteht also nur insofern, als man beide Gruppen als von dem Cyatheaceenkomplex ausstrahlende betrachten kann. Wie das aufgefaßt werden kann, wurde für andere Farne früher ausgeführt[1]).

Nach diesen Anschauungen ist es von keiner wesentlichen Bedeutung, ob man Hymenophyllopsis als eine besondere, aber den Cyatheaceen nahestehende Gruppe betrachtet, oder ob man sie den letzteren selbst zuzählt. Sie hat eben mit ihnen mehr Eigenschaften gemeinsam als mit anderen Farngruppen.

Daß auch die Hymenophyllaceen den Cyatheaceen näher stehen als den Polypodiaceen, ist wohl unbestritten. Wir sahen, daß auch mit ihnen Hymenophyllopsis einzelne Eigenschaften gemeinsam hat, die wir aber nur als Parallelbildung betrachten.

Man kann das anscheinend örtlich sehr begrenzte Vorkommen von Hymenophyllopsis entweder ihrer mangelhaften Verbreitungsfähigkeit oder äußeren Umständen zuschreiben. Die Art der Sporenverbreitung wird man kaum dafür verantwortlich machen können. Zwar treten in jedem Sorus nur wenige Sporangien auf, und diese ragen über das Indusium nicht hinaus. Aber da der Anulus sehr kräftig ausgebildet ist, und die Sporangien offenbar bei der Öffnung aus den Indusien herausgelangen, da ferner die Sorusbildung eine reichliche ist, so kann man die Verbreitungseinrichtungen wohl nicht als mangelhafte

1) Goebel, Weitere Untersuchungen über die Gruppe der Drynariaceen, Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. XXXIX (1928), S. 164.

bezeichnen. Wohl aber ist wahrscheinlich, daß die Sporen die Keimfähigkeit rasch verlieren, wie dies auch bei anderen hygrophilen Farnen der Fall ist, und deshalb auf einen weiteren Transport nicht eingerichtet sind. Sie konnten also über das den Roraima umgebende Savannengebiet nicht hinausgelangen.

Diagnose.

Hymenophyllopsis dejecta n. g. Rhizoma ad. 4 cm longum 0,4 cm in diametro, paleis longis (ad. 2 cm) tenuibus fulvis dense vestitum. Folia radialiter disposita ca. 10 cm longa. Petiolus 3—6 cm longus in basi paleis vestitus. Lamina tripinnata, foliola nervum unicum bruneum gerentia 0,6 mm lata. Stomata nulla, nervi vagina tanninifera vestiti.

Indusium magnum viride, laciniatum, dorsale, persistens. Sporangia subsessilia pauca in singuli soro. Anulus more Alsophilae constructus, obliquus, pedicellum perbrevem uno latere superans. In montibus Roraima leg. Dr. Ph. von Luetzelburg.

2. Pleurogramme Luetzelburgiana n. sp.

Auf den Gipfel des Roraima wurde ein kleines Farnkraut gesammelt, das auf den ersten Blick als eine Pleurogramme kenntlich war. Da sie, soweit ich ermitteln konnte, nirgends beschrieben ist, sei sie mit dem oben angeführten Namen bezeichnet. Die Blätter erreichen eine Länge von 2—4 cm, bei einer größten Breite von etwa 2,5 mm. Sie sind, wenn sie fertil sind, oben auf einem Stück von etwa 2,5—4 mm am breitesten, man könnte sie als löffelförmig bezeichnen (Fig. 11). Nach unten hin gehen sie in einen stielartigen Teil über. Diese schmalen Blätter sind durchzogen von einem dunkel gefärbten Mittelnerven, von dem einfache, nicht verzweigte Seitennerven ausgehen. Auch diese sind in ihrem unteren Teile dunkel, im oberen (in Fig. 11) punktiert. Die Sporangien finden sich meist nur auf dem etwas verbreiterten Endteil, gelegentlich auch auf einem der weiter unten liegenden Seitennerven. Eine oberflächliche Betrachtung könnte annehmen, daß sie über den Endteil zerstreut seien oder diesen ganz bedecken. Das ist nicht der Fall. Sie stehen nur auf den eigentümlich veränderten Nerven so dicht zusammen, daß sie einen „Synsorus“ ergeben. Die fertilen Nerven erscheinen auf einem durchsichtig gemachten Blatt an den Stellen, über denen die Sporangien sitzen, stark verbreitert. In Fig. 11 ist der unterste fertile Seitennerv nicht in seinem ganzen Verlauf verändert, bei dem zweiten ist das der Fall. Ob die dritte Nervenverbreiterung

dem linken oder dem rechten Aste angehört, ist fraglich. Die Entscheidung darüber ist auch nicht von Bedeutung.

Die Sporangien sind ziemlich langgestielt und können deshalb nach allen Seiten hin ausbiegen, was dann den Anschein einer acrostichoiden Verteilung und einer Beschränkung auf den mittleren Teil des Blattes erweckt.

Die Anordnung der Sori ist demnach, abgesehen davon, daß die Seitennerven unverzweigt sind, dieselbe, wie sie für Pl. seminuda nachgewiesen wurde[1]). Es fehlt also auch hier die Längsanastomose, wie sie an den Sporophyllen der asiatischen Pleurogrammen auftritt. Wir dürfen diese wohl als eine sekundär entstandene betrachten, wie bei anderen Farnen, von denen Taenitis blechnoides[2]) besonders deutlich erkennen läßt, daß die Initiative zur Bildung eines Kommissuralnerven sozusagen vom Sorus ausgeht.

Fig. 11. Pleurogramme Luetzelburgiana. Oberer Teil eines Blattes mit fertilen Nerven, schwach vergrößert.

Die Sori von Pl. Luetzelburgiana sitzen, im Gegensatz zu denen von Pl. seminuda (die in einem eingefalteten Blatteil liegen), nur in seichten Gruben (Fig. 12 unten) auf der Blattunterseite. Das kann wohl als ein verhältnismäßig primitives Verhalten bezeichnet werden, ebenso wie das Fehlen von Anastomosen im fertilen Blatteil und das Auftreten von Soris unterhalb des verbreiterten Endteiles.

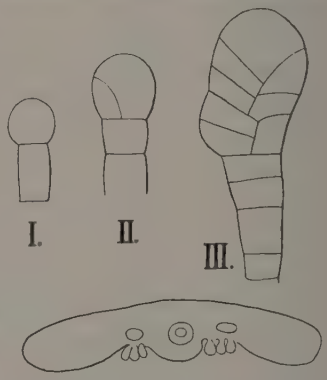


Fig. 12. Pleurogramme Luetzelburgiana. *I, II, III* Sporangien verschiedenen Alters. Darunter (viel schwächer vergr.) Querschnitt durch einen fertilen Blattstiel.

Was die Stielbildung der Sporangien betrifft, so sei folgendes bemerkt. Wenn der Sporangienstiel unten einreihig, oben mehrreihig ist, so kann das auf zweierlei Weise zustande kommen. Entweder es treten in dem einreihig angelegten Stiel oben nachträgliche Teilungen auf, die ihn zu einem mehrreihigen machen, oder er bleibt unten einreihig, aber es

1) Goebel, Die Vittariaceen und die Pleurogrammaceen. Flora 117 (1924), S. 116.

2) Goebel, Morphol. und biolog. Studien 14. Taenitis. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg, Vol. 36, S. 137.

wird ihm ein mehrreihiger Teil von oben her hinzugefügt. Soweit sich an dem getrockneten Material feststellen ließ, erfolgt die Bildung des Stieles auf folgende Weise.

Das jüngste Stadium zeigt eine protoplasmareiche Zelle (Fig. 12, *I*) auf einem einzelligen Stiel. Letztere wird durch Querteilung zu einer Zellreihe. Die Endzelle ist die eigentliche Sporangiummutterzelle. In ihr treten gegen die Längsachse des Sporangiums geneigte Teilungswände auf, deren erste in Fig. 12, *II* sichtbar ist. Aber es wird damit nicht sofort die Bildung des Archespors eingeleitet. Die ersten Segmente bleiben vielmehr steril und bauen den aus drei Zellen im Querschnitt bestehenden oberen Teil des Stiels auf, dessen Zellen sich dann noch stark verlängern. In jüngeren Stadien ist dabei das Sporangium zum Teil einseitig gekrümmt, was sich später ausgleicht. Wir können also am Stiele zwei Teile unterscheiden: der untere aus einer Zellreihe bestehende kann als Sporophyllauswuchs betrachtet werden, der obere stellt einen sterilen Teil der Sporangienanlage selbst dar.

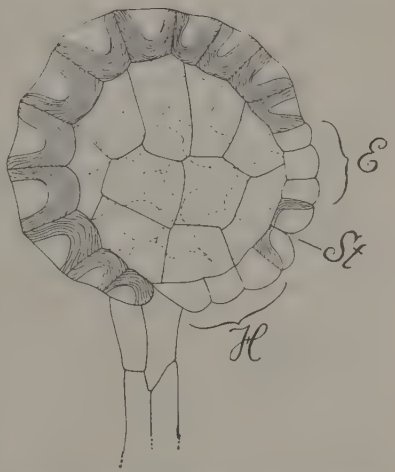


Fig. 13. Pleurogramme Luetzelburgiana. Sporangium in Seitenansicht (Supranulare Fläche), *St* Stomium, *H* Hypo-, *E* Epistomium; etwa 150 × vergr.

Ob diese Auffassung zutrifft und auch auf andere Sporangien mit unten einzellreihigem, oben mehrreihigem Stiel angewandt werden kann, ist näher zu prüfen.

Die Sporangien (Fig. 13) haben etwa 12 Anuluszellen. An dem Stiele greift der Anulus auf die Hälfte herüber. Das Stomium zeigt die a. a. O. auch für Pl. seminuda hervorgehobene Eigentümlichkeit, daß seine beiden Zellen schon von vornherein einen tiefen „Vorhof" aufweisen, so daß nur noch ein kleines Wandstück beim Auseinanderweichen der Stomiumzellen gespalten zu werden braucht (Fig. 13). Es sind meist 2—3 Hypostomium- und ebensoviele Epistomiumzellen vorhanden. Aber die letzteren treten öfters nicht besonders hervor, wenn sie in ihrer Wandverdickung von den Anuluszellen sich nur wenig unterscheiden.

Die Sporen sind tetraedrisch, chlorophyllhaltig und ungeteilt (vgl. das a. a. O. über die Sporen anderer Pleurogrammearten Angeführte).

Anatomisch sind die Blätter ausgezeichnet durch verhältnismäßig große Spaltöffnungen auf der Unterseite und ein mit zahlreichen Interzellularräumen versehenes, aus ziemlich gleichartigen Zellen bestehendes Assimilationsgewebe. Ferner durch eine aus dunkel gefärbten Sklerenchymfasern bestehende Umhüllung des Mittelnerven. Es bleibt in diesen Fasern nur noch eine enge Zellhöhlung übrig und es geht wohl die Sklerenchymbildung über das für die Herstellung der Biegungsfestigkeit erforderliche Maß erheblich hinaus.

Die Tracheiden des Mittelnerven sind auffallend eng, ebenso die der Seitennerven in deren unterem Teil. Im oberen werden sie erheblich weiter, es darf wohl angenommen werden, daß sie zeitweiliger Wasserspeicherung dienen. Hydathoden, wie sie für Pl. seminuda angeführt wurden, konnten nicht beobachtet werden. Die oben erwähnte Verbreiterung der fertilen Nerven wird durch Vermehrung der lebenden, die Tracheiden begleitenden Zellen bedingt.

Die beschriebene Pleurogrammeart unterscheidet sich von den anderen aus Südamerika bekannten Arten durch folgende Merkmale. Bei Pl. seminuda sind die Nerven des sterilen Blatteils gegabelt. Die Sori stehen in dem eingefalteten Ende des Blattes. Der Anulus besteht nur aus 10 Zellen. Die Sporen keimen innerhalb des Sporangiums. Auf der Blattoberseite sind Hydathoden vorhanden. Bei Pl. nuda stehen die Sporangien auf Anastomosen parallel der Mittellinie. Der Anulus besteht meist nur aus 8 Zellen. Bei Pl. rostrata stehen die Sori in tiefen Gruben. Die von Baker für Pleurogramme graminea gegebene Diagnose bietet als wesentliches Merkmal den Ursprung der Sporangien aus der Mittelrippe, was diese Art von der unserigen sofort unterscheidet. Doch scheint es sehr fraglich, ob Bakers Angabe, „Sorus linear-oblong, arising from the midrib", wirklich zutrifft.

Vom Roraimagipfel hat Baker ein Polypodium Connellii beschrieben, von dem es heißt: „ad P. gramineum Sw. accedit differt frondibus glabris longioribus margine revolutis, soris haud contiguis regulariter biseriatis". Aus dieser Diagnose ist nicht zu entscheiden, ob es sich etwa um eine Pleurogramme handelt. Sollte das aber der Fall sein, so wäre sie von unserer Art verschieden. Diese besitzt weder am Rande eingerollte Blätter, noch mit der Mittelrippe parallele Sori. Eine Pleurogramme wird weder von Baker, noch von C. H. Wright für den Roraima angeführt. Exemplare von Polyp. Connelli standen mir nicht zur Verfügung, so daß ich nicht prüfen konnte, wie weit die dafür aufgestellte Diagnose zutrifft.

Diagnose.

Pleurogramme Luetzelburgiana n. sp. Spezies inter omnes adhuc notas minima. Folia ad 4 cm longa, usque ad 2,5 mm lata, apice latiora deorsum sensim in partem basalem attenuata. Nervus medianus bruneus, nervi laterales simplices. Rhizoma breve, squamulis fulvis obsitum Folia congregata. Sporangia sive in parte apicali folii congregata sive (rarius) etiam infra partem apicalem lateralia. Sori semper nervum sequentes, in apice „synsorum" aemulantes. Sporangia orbicularia, sporae virides, tetraedricae. In apice montis Roraima sub Nr. 21607 leg. Ph. von Luetzelburg.

3. Pterozonium.

Vom Roraima hat Baker[1]) einen dort endemischen Farn als Gymnogramme cyclophylla beschrieben. Diese Art, die jetzt in die Gattung Pterozonium zu stellen ist, wurde von Dr. von Luetzelburg ebenfalls gesammelt, was mich zu einigen Bemerken darüber veranlaßt.

Martius[2]) beschrieb zuerst eine Gymnogramme reniformis als einen „filix frondis forma singulari prae aliis congeneribus insignis". Tatsächlich hat diese Pflanze schon durch die an Trichomanes reniforme, Adiantum reniforme, Schizoloma reniforme, Scolopendrium brasiliense u. a. erinnernde Blattgestalt, ferner durch die Beschränkung der Sori auf einen dem Blattrand parallelverlaufenden, aber von diesem durch eine sterile Zone getrennten Teil des Blattes, ein sehr eigenartiges Aussehen (Fig. 14 rechts).

Martius macht schon aufmerksam darauf, daß außer den Sporangien in den Soris auch viele kleinere „abortive" (d. h. Paraphysen) vorkommen. Er sammelte die Pflanze in „sylvis densissimis horrendis ad montem Cupati fluvio Japuri conterminun". Leider wird nicht angegeben, ob die Pflanze dort auf dem Boden oder als Epiphyt wuchs.

Ule[3]) führt diesen Farn an von der von dem Roraima nicht sehr weit entfernten Serra do Mairary. Er wächst dort am felsigen Ufer eines Baches, ein Standort, mit welchem auch die unten zu erwähnende Blattanatomie übereinstimmt.

Später erhob Fée[4]) diese Art zum Typus einer eigenen Gattung Pterozonium und gab von ihr eine ausführliche Diagnose. In dieser

1) Trans. of the Linnean Society, Sec. Ser. Vol. 2, botany p. 293.

2) Martius, Icones selectae plantarum cryptog Brasiliensium 1827, p. 88, tab. 26.

3) Ule, Die Vegetation des Roraima, Beibl. zu Englers Jahrb. 52 (1915, S. 46).

4) A. L. A. Fée, Genera filicum. Paris und Straßburg 1850—1852.

wird angegeben, daß die Sori „subimmersi“ seien und daß „Involucralhaare“ aus dem Stiel der Sporangien entspringen. Diese betrachtet Fée, wie schon Martius, als „Sporangiaster“, d. h. als verkümmerte Sporangien.

Baker[1]) hat — wie so viele andere wohl begründete Gattungen — auch Pterozonium nicht als solche anerkannt. Er bezeichnet Pt. reniforme wieder als Gymnogramme und führt an, daß diese Art von Spruce auch im östlichen Peru gefunden worden sei.

Diels[2]) hat dann später Pterozonium wieder als besondere Gattung aufgeführt. Daß das durchaus berechtigt ist, dürfte aus dem Folgenden hervorgehen.

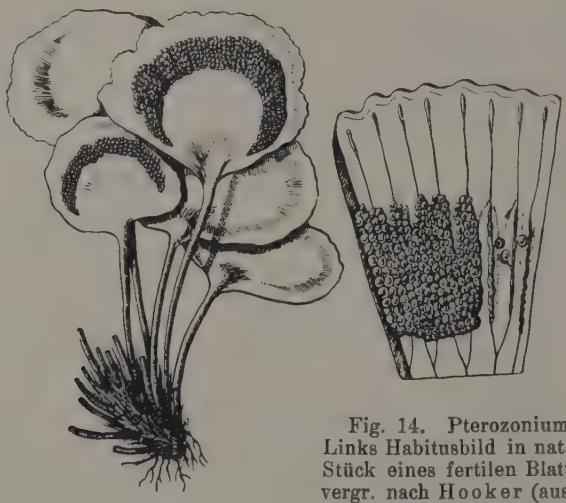


Fig. 14. Pterozonium reniforme. Links Habitusbild in nat. Größe, rechts Stück eines fertilen Blattes von unten, vergr. nach Hooker (aus Christ, Die Farnkräuter).

Die Blattspreiten von Pt. cyclophyllum sind viel kleiner als die von Pt. reniforme. (Etwa 10 mm lang, 8 mm breit.) Demgemäß hat der Blattstiel auch nur ein Leitbündel, während der von Pt. reniforme oft drei aufweist. Die Blattspreite hat die Eigentümlichkeit, daß ihr Rand in der Jugend nach unten eingekrümmt ist und diese Einkrümmung auch im erwachsenen Zustand mehr oder weniger beibehält, so daß die Blätter oft fast schlauchförmig aussehen (Fig. 15). In der Abbildung von Baker (l. c. Pl. 53) tritt das weniger hervor als bei den von mir untersuchten Pflanzen. Ob das darauf beruht, daß das Baker'sche Bild

1) Baker, Polypodiaceen in Flora brasil. fasc. 4 (1870), S. 537.
2) Diels in Engler-Prantl, Natürl. Pflanzenfamilien I, 4, S. 256.

nach trockenen Blättern, meines nach einem aufgeweichten entworfen ist, oder ob vielleicht an verschiedenen Standorten Schwankungen in der Blattgestalt vorkommen, muß dahingestellt bleiben.

Die von Baker in die Nähe von Pt. cyclophyllum gestellte Gymnogramme elaphoglossoides gehört nicht zu Pterozonium. Es geht das schon daraus hervor, daß Baker (a. a. O. Pl. 54) von dieser Art eine Spreuschuppe abbildet, Pterozonium aber solche nicht besitzt. Auch die Sorusanordnung ist eine andere.

Der Blattbau von Pt. cyclophyllum weicht ab von dem von Pt. reniforme. Über diesen gibt Dunzinger[1]) an, daß unter den verdickten Epidermiszellen noch dickwandigere sklerotische Zellen in mehreren Lagen vorkommen, eine Erscheinung, die man sonst nur bei xerophytisch ausgebildeten Farnblättern antrifft. Ferner ist ein aus zwei Schichten dünnwandiger Zellen gebildetes Palisadenparenchym vorhanden, auf das nach unten zunächst kleinzelliges, dann großzelliges, durch große Interzellularräume und verhältnismäßig dicke Zellwände ausgezeichnetes Schwammparenchym folgt. Daraus dürfte mit Sicherheit zu schließen sein, daß Pt. reniforme an stark belichteten Standorten als Epiphyt oder Felsbewohner, nicht aber, wie man aus Martius Angabe schließen könnte, als Schattenpflanze, „im dichtesten schauerlichen" Walde wächst.

Fig. 15. Pterozonium cyclophyllum, fertiles Blatt von der Unterseite. $1^1/_2\times$ vergr.

Pt. cyclophyllum zeigt keinen so reich gegliederten Blattbau. Dieser erinnert vielmehr an den oben kurz geschilderten von Pleurogramme. Das Blatt ist ziemlich fleischig, aber besteht aus im wesentlichen aus gleichartigen nur auf der Oberseite etwas dichter angeordneten Zellen mit ziemlich großen Interzellularräumen. Die Zellwände sind aber dicker als bei Pleurogramme. Die Übereinstimmung im Bau entspricht offenbar der Übereinstimmung in den Lebensbedingungen.

Dem Rhizom von Pt. reniforme schrieb Martius „paleae lineares" zu. Fée machte darüber keine Angaben. Baker spricht (a. a. O. p. 551) von „paleis erectis membranaceis pergracilibus ferrugineis 3—4 lin. longis". Ähnliche „paleae" gibt er auch für Pt. cyclophyllum an. Christ

1) G. Dunzinger, Beiträge zur Kenntnis der Morphologie und Anatomie der Genera Hemionitis, Gymnogramme und Jamesonia. Dissert. 1901, S. 24.

erwähnt „pfriemliche rostrote glänzende Schuppen, Diels ebenfalls „pfriemliche glänzende Schuppen". Auch Bower[1]) schreibt Pterozonium mit den anderen Gymnogrammoideen „dermal scales" zu.

In Wirklichkeit handelt es sich aber nicht um Schuppen, sondern, wie schon Dunzinger festgestellt hat, um Haare, die aus einer Zellreihe bestehen. Es ist das ein für Pterozonium wichtiger systematischer Charakter, der es von Gymnogramme unterscheidet.

Mit Recht hat man in der neueren Farnsystematik auf die Beschaffenheit der Anhangsorgane Wert gelegt, wenn man sie auch nicht mehr, wie M. Kuhn, als generelles Einteilungsmerkmal benutzt, denn Farne mit Haaren statt der Schuppen treten in verschiedenen Verwandtschaftskreisen auf. Und zwar werden die Formen, die nur Haare besitzen, im allgemeinen als primitiver betrachtet als die, welche Schuppen aufweisen. Das entspricht auch der Tatsache, daß an den Keimpflanzen der letzteren zunächst nur Haare aufzutreten pflegen. Die Pterozoniumhaare scheinen in der Jugend einen gerbstoffreichen Inhalt zu führen, der wohl auch die Braunfärbung ihrer Zellwände bedingt. Auch die jungen Blätter besitzen keine Schuppen, man sieht nur vereinzelte aus Zellreihen bestehende Haare auf den Zellflächen.

Fig. 16. Adiantum macrophyllum. Unterseite eines ausgebreiteten fertilen Randteiles eines Blattes nach E. Schumann, vergr.

Es ist möglich, daß innerhalb der Gymnogrammengruppe der Fortschritt von Haaren zu Schuppen sich mehrmals vollzogen hat. So führt Dunzinger an, daß in der Gattung Anogramme zwei Arten, A. microphylla und A. leptophylla, vorwiegend Haare besitzen. Immerhin ist Schuppenbildung bei ihnen vorhanden und man wird deren Zurücktreten bei diesen einjährigen Pflanzen wohl am ehesten als ein Verharren auf einem jugendlichen Zustand betrachten können.

Als besondere Eigentümlichkeit von Pterozonium hat man immer die betrachtet, von der die Gattung ihren Namen hat: die Anordnung der Sori in eine dem Rand des Blattes parallel verlaufende Zone. Diese tritt bei Pt. cyclophyllum allerdings weniger deutlich hervor als bei Pt. reniforme, bei welcher die Sori viel mehr Sporangien haben

1) Bower, The ferns III, p. 75.

und so dicht gedrängt sind, daß es aussieht, als ob auch die Zwischenräume zwischen den Sori tragenden Nerven von Sporangien bedeckt seien.

Diese Anordnung wird weniger auffallend erscheinen, wenn wir sie mit der von Adiantum vergleichen. Bekanntlich stehen bei diesem die Sori auf dem nach unten eingebogenen Blattrande bzw. auf nach unten eingeschlagenen Blattzipfeln. Fig. 16 zeigt einen solchen Blattrand von Ad. macrophyllum von der Unterseite betrachtet. Die Sporangien stehen längs der Blattnerven, teilweise auch zwischen ihnen. Es ist aber über ihnen noch ein steriler Endteil vorhanden. Denken wir uns diesen vergrößert und in seinem Bau mit dem des übrigen Blattes übereinstimmend, so erhalten wir die sonderbare Anordnung bei Pterozonium. Damit soll keineswegs gesagt sein, daß Pterozonium etwa von einem Adiantum-ähnlichen Vorfahren abstamme, sondern es soll nur die Übereinstimmung im Aufbau hervorgehoben werden. Sie tritt bei Pt. cyclophyllum an den fertilen Blättern besonders deutlich hervor. Nur liegen die Sori nicht, wie bei Adiantum, ausschließlich auf dem nach unten eingebogenen Blatteil, sondern greifen auf die nicht eingekrümmte Blattfläche über.

Man kann dies Verhalten als den Anfang des Vorganges betrachten, welcher bei Adiantum weiter geführt wird. Denken wir uns die Sori ganz auf dem eingebogenen Blatteil und diesen indusiumähnlich ausgebildet, so erhalten wir ein scheinbares, dem Rand entspringendes „Indusium“, wie es bei manchen Adiantumarten, z. B. Adiantum macrophyllum, ausgebildet ist. Durch Zerteilung in einzelne Gruppen entstehen dann die einzelnen Soris ähnlich sehenden fertilen Randlappen. Auch bei diesen handelt es sich übrigens, wenigstens in den von mir untersuchten Fällen, stets um mehrere Sori, von denen jeder einem besonderen Nerven aufsitzt. Selbst bei Ad. diaphanum, die sehr kleine Scheinsori besitzt, fand ich mindestens zwei Nerven in diese eintreten. Daß eine Reduktion auf Einen vorkommt, ist möglich, es würde das aber an der Auffassung nichts ändern.

Die Verbindung von Adiantum mit Gymnogramme, wie sie Bower vorgenommen hat, scheint mir durch das Verhalten von Pt. cyclophyllum eine Stütze zu gewinnen, während die Anreihung an die Pteridinen, die man früher versuchte, nur auf Grund ganz äußerer Ähnlichkeiten erfolgt war.

Der Stammbau von Pterozonium konnte, da nur wenig Material vorhanden war, nicht untersucht werden. Ich muß deshalb dahin gestellt sein lassen, ob das im Blattstiel befindliche Leitbündel etwa aus zwei ursprünglich getrennten verschmolzen ist. Übrigens ist die

Zahl der Blattstielleitbündel auch bei Pterozonium reniforme nicht immer drei, wie Fée angibt. Von vier untersuchten Blattstielen hatten zwei drei Leitbündel, zwei ein (vielleicht aus zweien verschmolzenes) nierenförmig gekrümmtes. Die Einkrümmung des Blattrandes nach unten war auch bei dieser Art wahrnehmbar, aber lange nicht so stark wie bei Pt. cyclophyllum, so daß die Sori frei zutage liegen. Sie stehen in seichten Gruben über den Nerven und besitzen eigentümliche Paraphysen. Diese bestehen aus Reihen, ursprünglich gerbstoffhaltiger Zellen und entspringen (Fig. 17), wie auch aus einer Abbildung von Fée hervorgeht, dem Sporangienstiel, ein Verhalten, für welches mir sonst kein Verhalten bekannt ist. Solche Paraphysen finden sich auch bei Pt. cyclophyllum, die Endzelle scheint besonders gerbstoffreich zu sein.

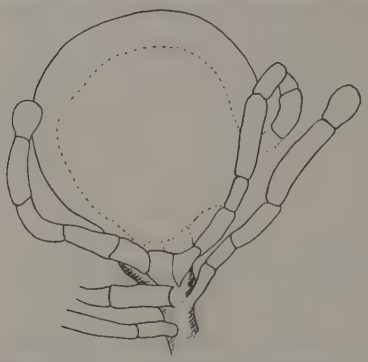


Fig. 17. Pterozonium reniforme. Sporangium (nur im Umriß) mit Paraphysen am Stiel.

Die Sporangien sind verhältnismäßig groß und mit einem aus zahlreichen (+ — 26) Zellen bestehenden Anulus versehen. Dieser greift, was ja auch bei anderen Polypodiaceen vorkommt, auf der supraanularen Seite auf die Hälfte des Stieles über. Das Sporangium hat eine gewisse Ähnlichkeit mit einem Alsophilasporangium, durch seine langgestreckt keulenförmige Gestalt und dadurch, daß es am Scheitel nach der infraanularen Seite etwas abgebogen ist, so daß die Anuluszellen des Scheitels in der Oberansicht etwas verkürzt erscheinen. Der Ring biegt sich gegen die Stomiumregion nach der infraanularen Seite ab (aber nicht bei allen Sporangien in gleichem Maße) und weicht dadurch von dem üblichen geraden Polypodiaceenring einigermaßen ab. Das Stomium besteht aus zwei Zellen.

Die im obigen kurz geschilderten Farne gehören verschiedenen Gruppen der Leptosporangiaten an, sie haben aber drei Eigenschaften gemeinsam: einmal die, daß sie — soweit wir bis jetzt wissen — nur auf dem Roraima vorkommen, und sodann die, daß wir sie als im Verhältnis zu ihren nächsten Verwandten „primitive“ Formen betrachten können. Auf das subjektive Moment in der letzteren Auffassung braucht kaum hingewiesen zu werden.

Als primitiv erschien uns z. B. bei Hymenophyllopsis, abgesehen vom Bau der Sproßachse, die Indusienbildung und der Bau der Sporangien,

letzterer insofern, als die Polypodiaceen die am meisten abgeleiteten Sporangien besitzen, während Hymenophyllopsis die Ringbildung der Cyatheaceen aufweist. Bei Pleurogramme war es die Verteilung der Sori, bei Pterozonium das Fehlen von Schuppen, die Blattform (die bei anderen Farnen vielfach als Jugendform auftritt) und die adiantoide Sorusverteilung.

Die dritte Eigentümlichkeit ist der Blattbau, welcher, wie unten auch für einen anderen Roraimafarn (Enterosora) anzuführen sein wird, gemeinsame Züge aufweist.

In der oben angeführten Bearbeitung der Roraimafarne von Baker sind 78 Arten aufgezählt, die selbstverständlich nur einen Teil der wirklich vorhandenen darstellen.

In der später erschienenen Abhandlung von N. E. Brown werden angeführt 239 Samenpflanzen [1]), von denen 121 (50,6 %) endemisch sind, 88 Pteridophyten, endemisch 16 (18,2 %), 63 Bryophyten, davon 15 (23,8 %) endemisch, 11 Thallophyten, 3 (27,3 %) endemisch. Von den 88 Pteridophyten gehören 81 zu den Farnen.

Zu diesen kommen die 2 in dieser Mitteilung neu beschriebenen. Es ist selbstverständlich, daß die endemischen Farne nicht alle primitive Formen darstellen werden, wenngleich bei einzelnen solche Eigenschaften vorhanden sein mögen. So z. B., wenn die Vermutung Bakers zutrifft, daß sein „Nephrodium brachypodum" eine noch Indusien besitzende Form von Polypodium sei (a. a. O. S. 290). Denn der Besitz eines Indusiums ist bei den Polypodiaceen nach unseren heutigen Anschauungen ursprünglicher als sein Fehlen.

Sehr merkwürdig ist auch die Gattung Enterosora, welche zuerst vom Roraima bekannt wurde, mit ihren in Gruben der Blattunterseite versenkten Soris (vgl. Baker, a. a. O. S. 294, Pl. 55). Schon Baker, der im übrigen sagt: „most resembles Gymnogramme", hat auf die Habitusähnlichkeit mit Polypodium trifurcatum hingewiesen. Christ [2]) meinte ursprünglich, es sei eine sehr merkwürdige, „ohne Zweifel monströse Form" von Polypodium trifurcatum. Später hat er seine Meinung aber offenbar geändert.

Er führt [3]) Enterosora Campbellii als von Werckle in Costarica gesammelt an und beschreibt ein Polypodium enterosoroides: „très voisin d'Enterosora Campbellii Bak., mais différent par des sores petits, non

1) Trans. Linn. Soc., 2. Ser., Bot., Vol. 6, pars 2.

2) Christ, Die Farnkräuter der Erde, p. 83.

3) Christ, Filices costaricenses (Bull. de l'hérbar Boissier, T. VII (1907), p. 260).

allongés en fente linéaire, et des lobes arrondis non évasées. Forme l'exacte intermédiaire entre Pt. trifurcatum et Enterosora".

Das Münchener Herbar besitzt „Enterosora Campbellii" vom Vulkan Barbu in Costarica. Die Sori sind teils rund, teils lang gestreckt (über 2,5 mm), bleiben also an Länge hinter denen der Bakerschen Pflanze zurück.

Wenn man aus Christs Bemerkung, das Blattgewebe sei „durement coriace, très épais", auf einen xerophilen Bau schließen wollte, so wäre das verfehlt. In Wirklichkeit ist das Blattgewebe überraschend reich an großen Interzellularräumen. Die Zellanordnung erinnert an das bekannte Sternparenchym von Juncus (Fig. 18). Die Epidermisaußenwände sind zwar etwas derb gebaut, aber die Spaltöffnungen gleichen denen von Pleurogramme Luetzelburgiana durch ihre Größe. Nehmen wir an, daß die Enterosora vom Roraima denselben Bau habe, so würde dieser im wesentlichen übereinstimmen mit dem von Pleurogramme und Pterozonium cyclophyllum angeführten, den wir betrachten können als mit dem Standort in Verbindung stehend. Wir können ihn als einen „vorsichtig hygrophilen" (d. h. einen zwar ausgeprägt auf feuchte Standorte hinweisenden, aber auch durch rasche Änderung der Umgebung nicht leidenden) bezeichnen.

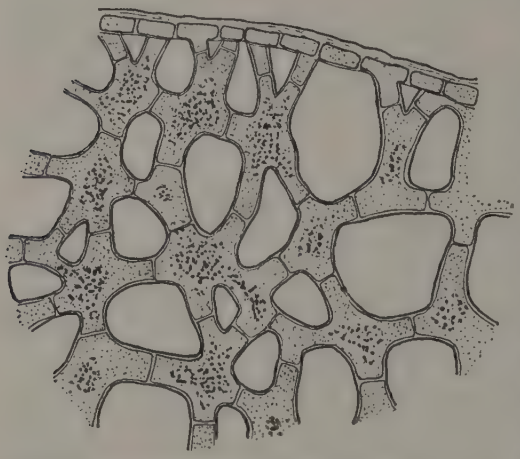


Fig. 18. Enterosora Campbellii (aus Costarica). Teil eines Blattquerschnittes.

Baker bildet die Sporangien seiner Pflanze als in der Sorushöhle eingeschlossen ab. Wahrscheinlich hatte er nur junge Sori vor sich. Bei der Costaricapflanze waren die Sporangien über die Blattunterseite hervorgetreten. Das beruhte natürlich auf der Länge der Sporangienstiele. Das Stomium erinnert an das von Pleurogramme. Indes ist die Einsenkung zwischen seinen 2 Zellen viel seichter.

Die Costaricapflanze weicht von der von Baker beschriebenen durch lange einzellige randständige Borstenhaare ab.

Das in Süd- und Zentralamerika offenbar ziemlich weitverbreitete Polypodium trifurcatum (der Artname rührt bekanntlich von einem

abnorm verzweigten Blatte her) hat ein ganz ähnliches Blattparenchym wie die Enterosora von Costarica. Es wurde ein in Guadeloupe gesammeltes Exemplar untersucht. Das Blatt war dünner als das von Enterosora, namentlich sind die Epidermiszellen niedriger und ihre Außenwände viel zarter. Aber der an Wasser- und Sumpfpflanzen erinnernde Schwammbau des Blattgewebes ist im wesentlichen derselbe. Pt. trifurcatum stimmt auch durch seine langen, mit braungefärbtem Inhalt versehenen Borstenhaare mit der Enterosora von Costarica überein. Sie fanden sich auch auf der Blattfläche ziemlich zahlreich. An der nahen Verwandtschaft mit Enterosora ist also wohl nicht zu zweifeln. Der Unterschied liegt einerseits in der Einsenkung, andererseits in der Gestalt der Sori von Enterosora. Wir können diese letztere, wenn wir von Pt. trifurcatum ausgehen, als einen der Versuche betrachten, von einem polypodioiden zu einem gymnogrammoiden Sorus zu gelangen, der außerdem in eine Grube versenkt wurde. Das würde erinnern an das Verhalten von Pterozonium cyclophyllum, das wir auch als einen Anfang adiantoider Sorusbildung betrachteten. Wenn wir diese Formen als „primitive" bezeichnen, so fassen wir sie nicht als den Ahnen jetzt lebender Farne nahestehend, sondern als blind endigende Formen auf. Sie erscheinen uns als Reste einer alten Vegetation, die sich auf dem später durch Erosion und Verwitterung stark zerklüfteten und verminderten Tafelland noch erhalten haben.

Die Flora der anderen, dem Roraima benachbarten Sandsteingebiete, scheint nicht näher untersucht zu sein, so daß man nicht sagen kann, ob vielleicht einzelne der bisherigen Roraimaendemismen sich dort auch vorfinden.

Fragt man, ob auch andere auf dem Roraima endemische Pflanzen ihren Verwandten gegenüber primitive Ausbildung aufweisen, so möchte ich nur auf die zwei oben genannten mir aus eigener Anschauung bekannten tierfangenden Pflanzen eingehen.

Heliamphora nutans zeigt insofern eine primitivere Ausbildung ihrer Schlauchblätter als die von Sarracenia, als

1. auf der Oberseite der Schläuche der letzteren ein durchgehend einfacher Kiel verläuft[1]), während er bei Heliamphora bald in die zwei den Blatträndern entsprechenden Teile auseinandergeht. Bei den ersten Blättern der Ausläufer gehen diese zwei Flügel sogar auf der ganzen Länge durch, so daß ein im wesentlichen an das der Nephentheskanne sich anschließendes Verhalten zustande kommt.

1) Vgl. z. B. Fig. 1318, Goebel, Organographie, Pflanzenbiol. Schilderungen, Taf. XII, 1.

2. Außer den Schlauchblättern können auch noch assimilierende Blätter auftreten, an denen nur der stielartige Teil als Schlauch, dagegen der dem Deckel entsprechende als Blattfläche ausgebildet ist (vgl. die Abbildungen bei Krafft, Fig. 13). Man kann das vielleicht als den Anfang der Sarraceniaschlauchblätter betrachten. Bei diesen hätte dann eine beträchtliche Erweiterung des Schlauchteiles und eine relative Verminderung der zum Deckel eingekrümmten Blattspreite stattgefunden.

3. Die Gleitzone der Sarraceniablätter ist bei Heliamphora von der Reusenzone noch nicht wesentlich verschieden.

4. Inwieweit etwa auch die Blüten von Heliamphora als primitiver bezeichnet werden können als die von Sarracenia, vermag ich, da ich keine Heliamphorablüten untersuchen konnte, nicht zu beurteilen. Es fragt sich, ob deren Apetalie eine ursprüngliche, wie bei manchen Ranunculaceen oder eine durch Verkümmerung entstandene ist, und ob für die gegenüber Sarracenia viel einfachere Narbenbildung dasselbe gilt. Jedenfalls aber ist die Vielblütigkeit der Infloreszenz ursprünglicher als deren Einblütigkeit bei Sarracenia.

Man könnte vielleicht geneigt sein, auch die von N. E. Brown beschriebene Genlisea roraimensis als eine „primitive“ Art zu betrachten, denn ihr Autor gibt an, sie besitze nicht wie andere Genliseaarten nur eine Form von in den Boden eindringenden zweiarmigen Schlauchblättern, sondern es sei noch eine zweite Form vorhanden „acute with a very minute orifice at the apex“ und eine dritte mit ganz kurzen Fortsätzen, die zuweilen aufrecht zwischen den Blättern stehe. Die „einfachen Schlauchblätter“ würden dann eine entschieden einfachere und primitivere Ausbildung aufweisen. Aber ich vermute, namentlich auf Grund der Abbildung Pl. 11, Fig. 8 a. a. O., daß es sich nur um ein gewöhnliches Schlauchblatt handelt, dessen oberer Teil abgerissen ist. Daß das beim Herausnehmen der Pflanze aus dem Boden sehr leicht eintreten kann, davon konnte ich mich 1913 in Brasilien überzeugen. Indes darf wohl künftigen Besuchern des Roraima die Entscheidung dieser Frage empfohlen werden. Die dritte Blattform betrachte ich als eine infolge ungünstiger Umstände, die das Eindringen in den Boden verhinderten, stehen gebliebene. Es scheint mir also einstweilen nicht erwiesen, daß die unterirdischen Blätter von denen, z. B. Genlisea ornata, abweichen.

Die durch ihre Größe und ihren schönen Blüten ausgezeichnete Utricularia Humboldti ist dadurch von Interesse, daß bei ihr

außer langgestielten mit nierenförmiger Spreite versehenen Luftblättern und Ausläufern auch geteilte „Wasserblätter“ bekannt sind[1]). Sie bildet so einen Übergang von den Landutricularien zu den Wasserutricularien und von den Wasserblättern zu den Ausläufern. Das kann anderen Utricularien gegenüber als Zeichen einer „primitiven“ und labilen Organbildung betrachtet werden.

Wieweit andere endemische Pflanzen des Roraima etwas Ähnliches zeigen, bleibt abzuwarten.

Zusammenfassung.

Beschrieben wurden zunächst zwei neue Farne aus dem Roraimagebirgsstock in Südamerika.

1. Hymenophyllopsis dejecta gehört zu den hygrophilen Farnen, die einen stark vereinfachten Blattbau, ähnlich wie die Hymenophyllaceen, besitzen. Die eigentliche Blattfläche besteht aus drei Zellschichten, einer oberen und unteren papillösen chlorophyllhaltigen, einer mittleren chlorophyllosen, wahrscheinlich schleimhaltigen. Spaltöffnungen fehlen. Die Leitbündel sind von einer gerbstoffhaltigen Scheide umgeben. Das Rhizom ist mit Schuppen bedeckt und besitzt eine amphiphloische Solenostele mit kleinen Blattlücken.

Die Sori sind bedeckt von einem basalen, den Bau der Blattfläche aufweisenden, an der Spitze meist gelappten Indusium. Sie stehen an der Spitze von Nerven. Die Ausbildung des dem Indusium gegenüberstehenden Blattlappens und die Einfügung des Indusiums ist eine variable. Aber eine Verschiedenheit zwischen Indusium und Blattlappen ist dennoch erkennbar, zumal der letztere meist eine Leitbündelversorgung erhält, das erstere nicht.

Die Sporangien zeigen am meisten Übereinstimmung mit denen von Alsophila; der Ring greift über die Einfügungsstelle des kurzen Stieles über. Aber auch die Gestaltung der Sporangien ist nicht immer die gleiche. Sie sind in geringer Zahl (Maximum etwa fünf) im Sorus vorhanden.

Die neue Farngattung erinnert also im Blattbau an die Hymenophyllaceen, auch die Indusiengestaltung kann mit der von Hymenophyllum verglichen werden, wenn man den dem Indusium gegenüberstehenden Blattlappen als obere, ersteres als untere Sorushülle betrachtet. Nimmt man nur ein „indusium inferum“ an, so gleicht dies dann am meisten der Cyatheaceengattung Hemitelia, bzw. dem Indusium der Davalliaceen.

1) Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen, Taf. XIV, Fig. 1.

Man kann Hymenophyllopsis als Vertreterin einer hygrophil reduzierten und auch in der Sorusgestaltung stark veränderte Anklänge an die Polypodiaceen aufweisende, den Cyatheaceen nahestehende Gruppe betrachten, die, wie es scheint, nur ein sehr beschränktes Verbreitungsgebiet hat.

2. Pleurogramme Luetzelburgiana, eine in Felsspalten wachsende Art vom Gipfel des Roraima, die kleinste bis jetzt bekannte amerikanische Art. Sie ist von Interesse auch dadurch, daß bei ihr nicht immer nur der oberste Blatteil Sporangien trägt. Diese können längs der eigentümlich veränderten, nicht gegabelten Seitennerven auch weiter unten auftreten. Es deutet dies darauf hin, daß Pleurogramme sich als gymnogrammoide Weiterbildung an bestimmte Polypodiumarten anschließt. Bei einigen Arten kommt dazu das Auftreten von Kommissuralnerven im fertilen Teil, eine Erscheinung, die (als eine abgeleitete) in einer ganzen Anzahl von Farngruppen sich eingestellt hat.

3. Ein dritter (schon bekannter) Roraimafarn, Pterozonium cyclophyllum, wurde besprochen, weil er gleichfalls relativ primitive Merkmale aufweist. Zu diesen gehört die Blattform und der Besitz von Haaren statt Schuppen.

Ebenso kann die Einkrümmung der Blätter nach unten als ein auf Adiantum hinweisendes primitives Merkmal betrachtet werden.

4. Enterosora, ein anderer Roraimafarn, kann nicht mehr als endemisch bezeichnet werden, da diese (oder eine nahe verwandte Art) auch in Costarica gefunden wurde. Der Blattbau bestätigt die schon von Baker angenommene Verwandtschaft mit Pol. trifurcatum. Die Sori der in Costarica gesammelten Enterosora sind in die Länge gestreckt und in Gruben versenkt, aus denen die Sporangien später durch starke Streckung des unteren Stielendes herauskamen.

5. Der anatomische Bau des Blattes der besprochenen Farne zeigt insofern eine Übereinstimmung, als er hygrophile Ausbildung mit Bauverhältnissen, die rasches Austrocknen erschweren, vereinigt. Die „hygrophile“ Ausbildung tritt auf in den auch sonst bekannten zwei Typen: dünne Blattflächen ohne Interzellularräume, meistens ohne Spaltöffnungen usw. und Blätter mit annähernd gleichartigem Mesophyll, mit großen Interzellularräumen. Als rasches Austrocknen verhindernde Bauverhältnisse sind ferner betrachtet worden: Dicke der Blätter und stärkere Entwicklung der Epidermiszellwände.

Hymenophyllopsis, dessen Assimilationszellen frei zutage liegen, hat, wie wir annehmen, eine solche Einrichtung durch den Besitz von Schleimzellen. Bei Pleurogramme, Pterozonium cyclophyllum und Ente-

rosora ist das Assimilationsgewebe aus gleichgearteten Zellen aufgebaut, dessen Interzellularräume bei Enterosora eine bei einer Landpflanze erstaunliche Größe erreichen. Die Epidermis der Blattunterseite hat große Spaltöffnungen, ihre Zellwände sind aber verhältnismäßig dickwandig, was bei dem mit Enterosora verwandten rein hygrophil ausgebildeten Polypodium trifurcatum nicht der Fall ist. Das nahe dem Roraima auch gefundene Pterozonium reniforme zeigt einen anderen Aufbau.

Es wurde versucht, die Übereinstimmung des Blattbaues der Roraimafarne mit den klimatischen Bedingungen hervorzuheben. Natürlich kommt für alle diese Fragen nicht nur der Blattbau, sondern die gesamte Organbildung, namentlich auch die Wurzeltätigkeit in Betracht. Eine experimentelle Prüfung allein kann entscheiden, wieweit die auf anatomische Verhältnisse gestützten Annahmen zutreffen. Kurz erwähnt werden auch die Gestaltungsverhältnisse einiger auf dem Roraimagebiet endemischer tierfangender Pflanzen (Heliamphora nutans, Genlisea roraimensis und Utricularia Humboldti).

(Die Mikrophotographie Fig. 4 wurde von Herrn Oberpräparator K. Hörger ausgeführt. Die Fig. 2, 3, 9, 13, 17, 18 sind von Frl. Dr. Ossenbeck gezeichnet.)

München, im Februar 1929.

Über die systematische Bedeutung des stelären Systemes in den Polypodiaceen.

Von **Bunzo Hayata** (Tokio).

(Mit 17 Abbildungen im Text und Tafel I—II.)

Inhaltsverzeichnis.

	Seite
I. Einleitung	38—40
II. Der steläre Bau von Peranema formosana und ihre Beziehung zu Dryopteris	41—42
III. Die systematische Beziehung von Acrophorus zu Dryopteris und die der letzteren zu Cystopteris	42—44
IV. Monachosorella. Eine auf einem bisher als Polystichum Maximowiczii bekannten Farne festgestellte neue Gattung und ihre systematische Beziehung zu den anderen Gattungen, zu welchen sie zu verschiedenen Zeiten verwiesen wurde	44—50
V. Boniniella. Eine neue Gattung aus den Boninsinseln. Ihre Beziehung zu Phyllitis, Antigramma und Camptosorus	50—52
VI. Pentarhizidium, eine neu aufgestellte Gattung, welche von einem bisher als Matteuccia orientalis verzeichneten Farne repräsentiert wird	52—55
VII. Micropolypodium, eine neu etablierte Gattung, welche von einem bis jetzt als Polypodium pseudotrichomanoides bekannten Farne repräsentiert wird	55—57
VIII. Die systematische Stellung von Brainea im Licht der Anatomie der Stele und des Sporangiums	57—60
Zitierte Literatur	60—61
Figurenerklärungen zu den Tafeln	61—62

I. Einleitung.

Im Jahre 1918 habe ich in einer Nummer des Botanical Magazine (Tokio) einen Artikel „On the systematic Importance of the stelar system“ geschrieben, worin ich die zwischen den von verschiedenen großen Autoren, Jeffrey, Engler und Bower, konstruierten Systeme der Leptosporangiatae bestehende Beziehung im Lichte der Stelartheorie besprochen habe und zu dem Schlusse gelangte, daß der steläre Bau als ein Kriterium für die Klassifikation der Filicales anzusehen sei, wie es bereits von Gwynne-Vaughan, Bower und anderen festgestellt war (Hayata, II).

In der vorliegenden Arbeit möchte ich nun den soeben erwähnten Schluß dadurch bekräftigen, daß ich an Beispielen zeige, daß man sich bei Berücksichtigung des stelären Baues vor viele, zuerst schwierig scheinende, in Wirklichkeit aber leicht zu lösende Aufgaben gestellt sieht.

Zunächst einige Worte darüber, wie ich die Stelen von den Rhizomen ausgezogen habe. Meiner Erfahrung gemäß ist es, trotz der manchmal dabei entstehenden Schwierigkeiten, am besten, die Stelen aus den Rhizomen mittels einer Nähnadel und eines Meißels anzuziehen. Die Mazeration sollte, wenn möglich, vermieden werden, wenn sie auch die Arbeiten zuweilen bedeutend zu erleichtern scheint, weil durch die Mazeration größere Teile des Perizykels und auch des Phloems verloren gingen und demzufolge die auf diese Weise freipräparierten Stelen viel dünner werden sollten als die, die wirklich gewesen wären. Zur Unterstützung dieser Ansicht möchte ich auf die in der klassischen Arbeit von Sachs gegebene Figur der Stele von Dryopteris Filix-mas verweisen, welche von verschiedenen Autoren, De Bary (s. S. 297, Fig. 132), Tansley und anderen wieder herausgegeben ist. Sie muß, wie mir scheint, nach den vermittels der Mazeration freipräparierten Stelen geschildert worden sein, weil sie viel dünner zu sein scheint und obendrein leider keine Wurzelspur trägt. Als eine Erläuterung der Tatsache, daß beim Ausgraben der Stelen ohne Mazeration ein viel besseres Ergebnis erzielt wird, als wenn Mazeration stattfindet, möchte ich hier eine aus der Stele von Dryopteris tokyoensis, einer eng verwandten Art, geschilderte Figur einschalten (Fig. 1 u. Taf. II, Fig. 2). Da diese Stele ohne Mazeration erhalten wurde, so zeigt sie die wahre Form mit so vielen Bündeln der Blattspur und so vielen Wurzelspuren, als wirklich dazu gehören. Wie man in der hinzugefügten Figur deutlich sieht, ist es eine radiale Dictyostele mit elliptischen Blattlücken. Die Blattspurenbündel sind 6—9; sie gehen von den mittleren oder niedrigeren Teilen der die Lücke einfassenden Meristelen aus, worin das adaxiale Paar sich oft in mehrere Fäden verzweigt. Einige Zweige des eben genannten Paares treten in den Stiel ein, die anderen aber werden zu Wurzelspuren. Es sind 5—7 Wurzelspuren für je eine Blattlücke vorhanden. Sie entspringen einzeln oder paarig von den Teilen der Meristelen unmittelbar unterhalb der Blattlücke, oder von noch niedrigeren Teilen derselben, oder vom Grunde der Blattspurenbündel, oder sie verzweigen sich von den letzteren aus. Ein Vergleich der beiden Figuren, der von Sachs und der meinigen, zeigt deutlich, daß die Mazeration, wenn eben möglich, unterbleiben sollte. Der Wiederaufbau der Stelen vermittels der aufeinander folgenden Schnitte ist

manchmal sehr ungenügend; denn es ist leicht zu sehen, daß sich dabei leicht zahlreiche, zwar unbedeutende, aber unvermeidliche Fehler einschleichen. Ein auf diese Weise wiederzubauendes Modell gibt zuweilen eine Form, die unmittelbar von den Rhizomen ausgegrabenen Stelen nicht wenig verschieden ist. Um diese Tatsache zu erläutern, möchte ich die Leser bitten auf die Verschiedenheit zu achten, die zwischen der von Mc. Lean Thompson allerdings originell geschilderten, aber von Bower (Ferns I, S. 167, Fig. 160) in seiner Arbeit wieder hervorgebrachten Figur der Stele von Coniogramme japonica und der von mir in der vorliegenden gegebenen (Fig. 2 u. Taf. II, Fig. 1) besteht. Meine Zeichnung stellt eine von mir aus den Rhizomen ausgegrabene Stele dar, während jene nach einer aus dem vermittels des Wiederbaues erhaltenen Modell gezeichnet ist. Es ist ganz klar, daß die unmittelbar erhaltene Figur viel besser ist als die vermittels des Wiederbaues erhaltene. Hier möchte ich wiederholen, daß ein genügendes Ergebnis nur erreicht wird, wenn man die Stelen aus den Rhizomen ausgräbt, so schwierig dies auch manchmal sein dürfte.

Fig. 1. Stele von Dryopteris tokyoensis (Matsum) C. Ch.; *w* = Wurzelspuren; *b* = Blattspuren.

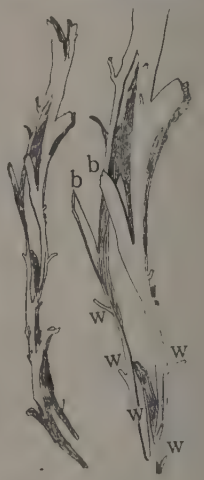
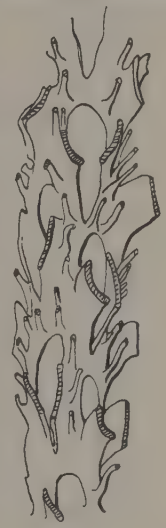


Fig. 2. Stele von Coniogramme japonica (Thnb.) Diels; *w* = Wurzelspuren; *b* = Blattspuren.

Um nach dieser Methode vorzugehen, ist trotz der Einfachheit der Sache eine große Fertigkeit erforderlich. Nachdem ich mich einige Monate lang mit diesen schwierigen Aufgaben beschäftigt hatte, ist es mir gelungen, aus etwa hundert Arten Rhizomen die Stelen auszugraben. In der vorliegenden Arbeit möchte ich alle die Stelen erläutern, die ein für die Klassifikation der Farne wichtiges Kriterium aufweisen.

II. Der Stelenbau von Peranema formosana und ihre Beziehung zu Dryopteris.

Wegen ihrer langen gestielten Sori bildet die Peranema eine der merkwürdigsten Gattungen der Polypodiaceen, zu welcher Gattung nur zwei Arten gehören, nämlich die im Himalajagebirge und dem südlichen Indien gefundenen P. cyatheoides und die P. formosana, eine endemische in Formosa. Von dem Stelenbau dieser Gattung gibt es noch keine ausführliche Darstellung, sondern nur einen kurzen Bericht. Einen von Davie (Pl. XXVIII, Fig. 4) über P. cyatheoides, worin er eine Figur von nur einer Blattlücke der Stele gibt. Ich hielt es für notwendig, die ganze Form der Stele kennenzulernen; deshalb habe ich sie einige Zentimeter lang aus dem Rhizome von Peranema formosana ausgegraben und möchte sie im folgenden beschreiben.



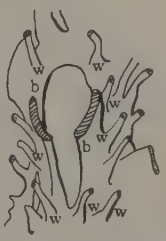


Fig. 3 Stele von Peranema formosana Hayata; *w* = Wurzelspuren; *b* = Blattspuren.

Die Stele (Fig. 3 u. Taf. I, Fig. 4) ist eine radiale Dictyostele mit elliptischen Blattlücken, an den beiden Enden stumpf; sie hat 6—9 Blattspurenbündel, die alle von den mittleren oder niedrigeren Teilen der die Blattlücke einschließenden Meristelen entspringen, wobei das adaxiale Paar am dicksten ist, während die anderen abaxialen dünner sind. Es gibt 7—8 Wurzelspuren für jede Blattlücke, welche meistens von den unmittelbar unter der Blattlücke liegenden Teilen der Meristele entspringen, während sich einige aber von dem Grunde der darunterliegenden Blattspurenbündel aus verzweigen. Die oben erwähnte Beschreibung stimmt der Hauptsache nach mit dem Bericht von Davie überein.

Was die systematische Stellung von Peranema betrifft, so schrieb sie Mettenius (Fil. Horti. Bot. Lips. 1856, S. 99) den Aspidiaceen zu, Hooker (Hook.-Bak., Syn. Fil., S. 49) dagegen den Dicksoniaceen. Später sah sie Christ (Fern. Erde, S. 286) wieder als zu den Aspidiaceen gehörig an, während Diels (S. 159) sie zu den Woodsieae-Woodsiineae stellte. Bower (I, S. 306) sagt, daß der Farn in der Hauptsache der von Nephrodium abgeleiteten Formen Beziehung hat.

Vergleichen wir die oben erwähnte Stele dieser Gattung mit der von Dryopteris tokyoensis (Fig. 1) und der von anderen zu der Eudryopteris gehörenden Arten, so finden wir, daß zwischen den beiden Gattungen, Peranema und Dryopteris, eine merkwürdige Übereinstimmung vorhanden ist. Diese meine Meinung stimmt ganz mit der von Mettenius oder Christ überein, unterscheidet sich aber von der von Hooker oder Diels.

III. Die systematische Beziehung von Acrophorus zu Dryopteris und die der letzteren zu Cystopteris.

Acrophorus ist eine von Indien aus nach Osten bis nach Formosa verbreitete monotypische Gattung. Bezüglich der systematischen Stellung des Farns sind die Meinungen der Autoren himmelweit verschieden. Presl sieht ihn (Tent. Pterid., S. 93) als einen mit Cystopteris eng verwandten Farn an. Hooker verweist ihn zu Davallia nodosa, aber Diels (S. 159) bringt ihn wieder in die Nähe von Cystopteris zurück. Ferner wird er von einigen Autoren mit Hypolepis punctata oder mit anderen von Dicksonia abgeleiteten Farnen verglichen. Bower (I, S. 302—305) fand, daß zwischen Cystopteris und Acrophorus gewisse Ähnlichkeit in dem Baue der Sori vorhanden ist und stellte fest, daß Acrophorus gewisse verwandtschaftliche Beziehung zur Gruppe von Nephrodium zeigt.

Kurz, der Farn ist bis jetzt mit Cystopteris, Davallia und Hypolepis verglichen worden, die sämtlich in dieser oder jener Hinsicht mit Acrophorus Ähnlichkeit zeigen. Nun sei es mir gestattet, den Stelenbau von diesen und anderen Farnen zu erwägen, die, soweit mir bekannt ist, von früheren Autoren nie in Betracht gezogen worden sind, wenn sie ihre systematischen Stellungen festzusetzen hatten. Zuerst nehmen wir Acrophorus. Die Materialien, woraus die Stele ausgegraben wurde, waren in Formosa gesammelt. Es (Fig. 4 u. Taf. I, Fig. 6) ist eine radiale Dictyostele; die Blattlücken sind elliptisch, an beiden Enden abgestumpft; die 5—10 Blattspurenbündel entspringen von den mittleren oder niedrigeren Partien der die Lücke begrenzenden Meristelen, das adaxiale Paar ist am dicksten, die anderen dagegen sind dünner; von Wurzelspuren gibt es fünf für jede Lücke; sie entspringen meist von dem Grund der Blattlücke aus oder von dem Grund der an der abaxialen Seite liegenden Blattspurenbündel.

Die von Bower (IV, S. 56) gemachten Angaben stimmen der Hauptsache nach mit den jetzt gegebenen Erklärungen überein. Ver-

gleichen wir nun die Stele von Acrophorus mit der von Dryopteris, so werden wir uns davon überzeugen, daß Acrophorus und Dryopteris ebensoviel Ähnlichkeit hat wie die Peranema mit den letzteren. Zweitens wollen wir als Vergleichungsobjekt Davallia nehmen. Diese Gattung hat eine aus zwei Meristelen bestehende dorsiventrale Dictyostele und ist von der Stele von Acrophorus sehr verschieden (Arbelaez, S. 18, Fig. 1). Drittens möchte ich die Stele von Hypolepis punctata in Betracht ziehen, welche ich von dem Rhizom des in Japan gesammelten Farns erhalten habe. Wie man aus der beigegebenen Figur sieht, ist es eine Solenostele mit engen Blattlücken und zwei Blattspurenbündeln; von den beiden Bündeln ist das adaxiale viel dünner, während das abaxiale viel breiter und ungefähr halbringförmig auf dem Schnitte ist. Die Wurzelspuren sind gewöhnlich sehr klein und bleiben ganz regellos hie und da über die Stele zerstreut. Die Stele von Hypolepsis ist, wie gerade eben erwähnt, von der von Acrophorus weit verschieden und es ist ganz klar, daß die beiden nichts miteinander zu tun haben. Endlich will ich untersuchen, was für eine Beziehung die Cystopteris zur Dryopteris hat. Hooker (Syn. Fil., S. 103) stellt Cystopteris zwischen Davallia und Lindsaya und bemerkt, daß der Farn gewisse Beziehung zu Microlepia und Woodsia hat. Christensen betrachtet jedoch Cystopteris als eine zu Dryopteris in enger Beziehung stehende Gattung (Monog. Dryopt. I, 1912, S. 64).

Fig. 4. Stele von Acrophorus stipellatus (Wall.) Moore; *w* = Wurzelspuren; *b* = Blattspuren.

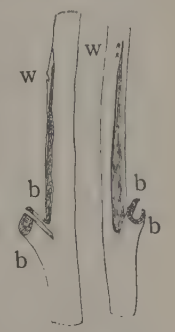


Fig. 5. Stele von Hypolepis punctata (Thunb.) Mett.; *w* = Wurzelspuren; *b* = Blattspuren.

Soweit ich aus dem Stelenbaue urteilen kann, ist Cystopteris einer gewissen Gruppe von Dryopteris am meisten verwandt, welcher Gruppe D. Miqueliana zugeschrieben werden soll. Nun werden wir die Stele von Cystopteris japonica (Taf. II, Fig. 3) mit der von Dryopteris Miqueliana vergleichen. Was C. japonica und C. formosana betrifft, ist die Stele von Cystopteris eine radiale Dictyostele mit dünnen Meristelen und mit 2 Blattspurenbündeln. Dies

stimmt genau mit den über C. fragilis (L.) Bernhardi von Lachmann und Gwynne-Vaughan gemachten Angaben überein. Die Stele von Cystopteris stimmt, wie gerade erwähnt, mit der von Dryopteris Miqueliana völlig überein, wie man aus einem der am Ende dieser Arbeit beigefügten Bilder ersehen kann (Taf. II, Fig. 4). Der letztere Farn wird bis jetzt als zu Eudryopteris gehörend betrachtet (Christensen, Index, S. 278), doch kann man — um ihren Stelenbau gar nicht zu erwähnen — wegen der Form ihres Sorus und Indusiums und ihrer allgemeinen Erscheinung ihre sehr enge Beziehung zu Cystopteris nicht verneinen. Sie soll eine in der Gattung Dryopteris eingeschlossene und die letztere mit Cystopteris verbindende besondere Gruppe bilden.

Kehren wir nun zu Acrophorus zurück und erwägen wir die Beziehung des letzteren zu Dryopteris und die von Dryopteris Miqueliana zu Cystopteris, so sehe ich mich zu dem Schluß gezwungen, daß Acrophorus vermittelst einer gewissen Gruppe von Dryopteris und der typischen Form der letzteren Gattung mittelbar mit Cystopteris verbunden ist. Das ist die Meinung von Presl, Diels und Bower, welche sich darauf stützen, daß Acrophorus Cystopteris nahe steht, was durch den Stelenbau auch in hohem Grade bestätigt wird.

Vor mehr als 30 Jahren verglich Christ Acrophorus mit Struthiopteris (= Matteuccia Struthiopteris) (Christ, I, S. 285). Doch in bezug auf den Stelenbau haben sie gar nichts gemein, denn Struthiopteris hat in der Form der Stele eine ganz besondere Gestalt (Taf. I, Fig. 4), wie es später erklärt wird.

IV. Monachosorella, eine auf einem bisher als Polypodium Maximowiczii bekannten Farn etablierte neue Gattung, und ihre systematische Beziehung zu den anderen Gattungen, zu welchen sie zu verschiedenen Zeiten verwiesen wurde.

Der Farn, worauf diese neue Gattung, Monachosorella[1]), wegen seines Stelenbaues etabliert wurde, ist eine erst im Jahre 1874 von Baker als Polypodium Maximowiczii beschriebene Art (Syn. Fil., S. 504). Sie findet sich nur in Japan, dem Loo-choo Archipel (Christensen, S. 584) und auf Formosa (var. melanocaulon Hay.). Im Jahre 1884 bezeichnete Hance diesen Farn als zu Ptilopteris ge-

1) Die Diagnose über diese neue Gattung ist in Bot. Mag. (Tokyo) XLI, S. 571 gegeben.

hörig (Hance, S. 139). Als Hance die Gattung Ptilopteris aufstellte, gab er als erstes Beispiel die Ptilopteris Hancockii. Der Typus von Ptilopteris ist daher, meiner Meinung nach, Pt. Hancockii, nicht aber Pt. Maximowiczii. Im Jahre 1897 wurde sie von Christ (S. 271) abermals als zu Phegopteris gehörig angesehen, dann im Jahre 1899 von Diels (S. 190) zu Polystichum gerechnet mit der Bemerkung „eine endemische Art von einer zweifelhaften Stellung", und endlich im Jahre 1909 von mir als Monachosorum bezeichnet (Hayata I, S. 29). Es ist wirklich eine abweichende Form

Fig. 6. Die Stele, eine Fieder und Sporen von Monachosorella Maximowiczii (Baker) Hayata. (w = Wurzelspuren, b = Blattspuren, s = sklerenchymatische Achse.)

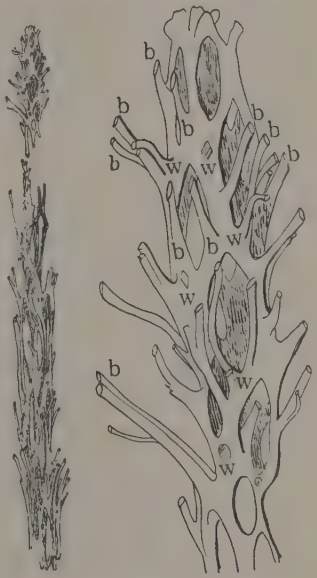


Fig. 7. Stele von Ptilopteris triptera (Kze.) Hayata; w = Wurzelspuren, b = Blattspuren.

und Christ sagt mit Recht, daß sie ein Vagabund ist, der keine genau bestimmte Stellung unter den Farnen hat (Christ II, S. 201).

Es ist mein Wunsch, die systematische Stellung dieses zweifelhaften Farnes dadurch zu bestimmen, daß ich seine Stele mit der Stele jener Gattungen vergleiche, in welche er von verschiedenen Autoren zu verschiedenen Zeiten verwiesen wurde. Das Ergebnis meiner Studien ist, daß dieser Farn eine zwar sehr eng mit Monachosorum verwandte, aber von Polypodium, Ptilopteris, Phegopteris oder Polystichum durchaus verschiedene neue Gattung, die ich Monachosorella zu nennen vorschlage, darstellt.

Zuerst untersuchen wir die Stele unserer neuen Gattung. Das Rhizom des Farnes ist beinahe aufrecht oder in seinen unteren Teilen mehr oder minder aufsteigend. Es hat nach $^1/_3$ Divergenz geordnete Blätter. Diese Blattstellung geht zuweilen in $^2/_5$ über. Die Stele (Fig. 6) ist eine radiale Dictyostele; die Blattlücke ist elliptisch oder spindelförmig, an beiden Enden stumpf; von Blattspurenbündeln gibt es zwei, deren jedes auf der einen der beiden Seiten der Blattlücke liegt, und aus dem mittleren oder ein wenig niedrigeren Teil der Meristele entspringt; von Wurzelspuren gibt es 1—2 für jedes Internodium, das heißt, auf dem unter zwei folgenden Blattlücken sich ausdehnenden Teil der Meristele; eine sklerotische Achse ist in dem Mark vorhanden; sie ist dunkelbraun, auf dem Schnitte dreieckig mit nach den Blattlücken gewandten Ecken; ihr Gewebe ist ganz dasselbe wie das der Rinde. Auf dem Schnitte des Stammes sind 2—3 Meristelen so breit wie die Blattlücken.

Nachdem ich so viel geschrieben habe, will ich nun die Stele unserer neuen Gattung mit der einer anderen vergleichen. Zuerst nehmen wir Polypodium, zu welchem der in Rede stehende Farn zuerst verwiesen war. Die Stele von Polypodium ist eine radiale Dictyostele, die gewöhnlich aus einigen dünnen Meristelen besteht und die unter einigen Blattspurenbündeln Netzwerke zeigt (De Bary, S. 299), und gehört daher zu einem ganz anderen Typus als dem von Monachosorella. Zweitens ziehen wir die Stele von Ptilopteris Hancockii in Betracht. Sie ist eine radiale Dictyostele; es gibt zwei Blattspurenbündel, eine Wurzelspur sitzt am Grunde einer jeden Blattlücke. Die Fig. 7 zeigt die Stele von Ptilopteris triptera Hay. (=Polystichum tripteron Diels), welche am meisten P. Hancockii ähnelt und sicherlich mit der letzteren Art in dieselbe Gattung zu verweisen ist. Sie ist ein in Japan überall vorhandener Farn. Diels (S. 191) betrachtet diese zwei Arten als eng verwandt und gruppiert sie zusammen. Die Stele von Ptilopteris ist von der Stele der Monachosorella insofern verschieden, als sie eine einzige am Grunde einer jeden Blattspur befindliche Wurzelspur besitzt. Das im Innern der Stele vorhandene Mark hat keine sklerotische Achse. Andererseits hat die Stele von Monachosorella eine oder zwei Wurzelspuren auf jedem Internodium unter den zwei folgenden Blattlücken. Das im Innern der Stele vorhandene Mark hat eine sklerotische Achse.

Drittens nehmen wir Polystichum, welcher Gattung unser Farn von Diels und Christensen zugeschrieben ist. Diese Gattung umfaßt, nach meinem Dafürhalten, wie es schon von Christensen be-

tont wurde, mehrere verschiedene Gattungen, und infolgedessen ist es notwendig, bevor wir auf Einzelheiten bezüglich der Stele von Polystichum eingehen, noch die Frage genauer zu untersuchen, was für einen Typus die Gattung Polystichum hat. Die letztere Frage zu beantworten, ist leider jetzt nach so langer Zeit sehr schwierig. Mit Rücksicht auf die Zeitumstände, unter denen Roth diese Gattung aufstellte, scheint es mir nicht weit von der Wahrheit entfernt zu sagen, daß der Typus der Gattung P. aculeatum oder die Gruppe der letzteren sei. Die Stele von P. aculeatum (Taf. II, Fig. 9) ist, so weit meine Beobachtung geht, eine mit 3—4 Blattspurenbündeln für eine Blattlücke versehene radiale Dictyostele. Sie ist dieselbe wie die von Polystichum falcatum (Fig. 8 u. Taf. II, Fig. 11), einer mit P. Lonchitis eng verwandten Art, die nach einer anderen Ansicht als Typus der Gattung angesehen werden kann. Es ist also die Stele von Polystichum, vorausgesetzt daß ich den Typus der Gattung nicht falsch beurteilt habe, von derjenigen von Monachosorella bezüglich der relativen Zahl der Blattspurenbündel und der Wurzelspuren für jede Blattlücke ganz verschieden. Ferner fehlt dem Mark des Rhizomes von Polystichum eine sklerotische Achse. Viertens nehmen wir Phegopteris, welcher unser Farn ehemals zugeschrieben war. Die Stele (Taf. II, Fig. 5) von Dryopteris Phegopteris, welche vielleicht der Typus der Gattung Phegopteris (Presl) Fée (Gen. Fil., S. 242, 1850—1852 = Polypodium Phegopteris, Linn., Sp. II, S. 1089) ist, ist eine, auf dem Schnitte gesehen, aus drei Meristelen bestehende Dictyostele. Die Blattlücke ist lang linear an beiden Enden zugespitzt; der Blattspurenbündel sind zwei, jedes entspringt aus dem mittleren oder ein wenig niedrigeren Teil der die Blattlücke begrenzenden Meristelen. Es sind 3—5 Wurzelspuren für jede Blattlücke vorhanden, eine am Grunde der Lücke, und eine oder zwei andere auf beiden Seiten der Lücke. Diese Stele weicht auch ganz ab von dem, was wir an der Monachosorella gesehen haben.

Endlich wende ich mich zu Monachosorum, zu welchem ich unseren Farn ehemals verwiesen habe. Die Stele von Monachosorum (Fig. 9 u. Taf. I, Fig. 3) ist eine radiale Dictyostele, deren Blattlücken elliptisch, an der Spitze stumpf und am Grunde zugespitzt sind. Der Blattspurenbündel sind zwei, breit und bandförmig, jedes entspringt aus dem mittleren oder niedrigeren Teile der die Blattlücke begrenzenden Meristelen; einzelne Wurzelspuren sind überall über die Meristele hin zerstreut vorhanden. Die Meristelen sind sehr breit und auf dem Schnitte bogenförmig. In dem Mark ist eine sklerotische Achse vorhanden. Bower sagt (Ann. Bot. 32, 1918, S. 57, Fig. 42), daß das Rhizom kurze Inter-

nodien und eine radiale Dictyostele besitzt, daß die Blattlücken beinahe ebenso lang sind wie zwei Internodien und daß zwei Blattspuren vorhanden sind. Diese Darstellung Bowers stimmt mit meiner soeben erwähnten Beobachtung ganz überein. Mettenius (soweit es von Posthumus (S. 225) gegeben ist) konstatiert aber, daß Monachosorum eine Dictyostele mit einem innerlichen Bündel hat, welches Bündel mit äußeren Meristelen am Rande der Blattlücke verwachsen ist. Ich habe weder an jungen, noch an erwachsenen Exemplaren irgendeine Spur der innerlichen Bündel gesehen. Christ erwähnt das Vorhandensein der Solenostele in Monachosorum (Farnk. der Erd., S. 76). Er bemerkt außerdem: „Ein Monotyp[1]) vom

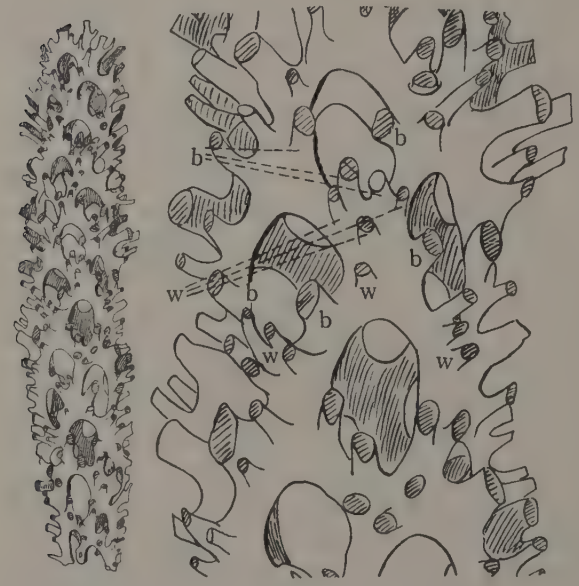


Fig. 8. Stele von Polystichum falcatum (L. f.) Diels; *w* = Wurzelspuren, *b* = Blattspuren.

Fig. 9. Stele von Monachosorum subdigitatum (Bl.) Kuhn.; *w* = Wurzelspuren, *b* = Blattspuren.

Aufbau einer großen Davallia oder Dennstaedtia mit kriechendem dünnen Rhizom". Ohne Zweifel muß er es an einem jungen Exemplare gesehen haben, denn das Rhizom einer erwachsenen Pflanze ist stark, aufrecht oder aufsteigend und kann daher mit dem von Davallia nie

1) Jetzt ist es nicht monotyp; gegenwärtig sind vier dazu gehörige Arten bekannt.

verglichen werden. Auch besitzt das von Monachosorum nie eine Art von Solenostele.

Der wesentliche Charakter der soeben erwähnten Stele von Monachosorum ist dem von Monachosorella ähnlich, nämlich in den verhältnismäßig breiten Meristelen, in den bandförmigen Blattspurenbündeln, zwei für jede Blattlücke, und in den auf den Internodien sich befindenden Wurzelspuren. Ferner stimmen beide Gattungen im Vorhandensein der im Mark befindlichen sklerotischen Achse und den tetraedrischen Sporen. Was den Bau der Stelen und die Form der Sporen betrifft, ist die neue Gattung Monachosorella mit Monachosorum eng verwandt, unterscheidet sich aber von dem letzteren durch die fast einfachen Seitennerven (Fig. 6), die ganz verschiedene Blattarchitektur und endlich auch dadurch, daß sie weder in dem parenchymatischen Gewebe der Rinde noch in dem des Marks sich zerstreut befindende sklerotische Zellen besitzt.

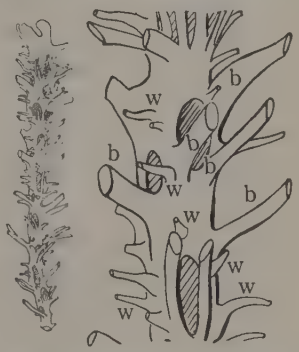


Fig. 10. Stele von Monachosorum flagellare (Maxim.) Hayata; w = Wurzelspuren, b = Blattspuren.

An dieser Stelle sei es mir gestattet, einige Worte in bezug auf die systematische Stellung von Monachosorum hinzuzufügen. Die Gattung wird von verschiedenen Autoren mit Aspidium, Polypodium, Phegopteris, Anogramme, Desmopodium, oder eben mit Leucostegia verglichen oder zu ihnen verwiesen. Ferner stellt Christ die Gattung mit Gymnogramme n dieselbe Reihe (Christ, I, S. 76) und Diels stellt sie in die Nähe von Dennstaedtia (Diels, S. 218), wobei er bemerkt, daß „die Meinungen der Autoren bezüglich ihrer systematischen Stellung sehr verschieden sind". Bower (IV, S. 57, Fig. 42) vergleicht sie, wie Diels, mit Dennstaedtia, wegen der an der Achsel der Federn oft gefundenen kleinen Nebenzwiebeln (nebensächlichen Knospen). Soweit es auf den Stelenbau ankommt, kann Monachosorum nie mit Dennstaedtia, welche gewöhnlich eine Solenostele hat, verglichen werden; dagegen sollte es meiner Meinung nach nahe zu einer Gruppe von Dryopteris gestellt werden, welche Gruppe von D. setigera repräsentiert und in näherer Zukunft von der Eudryopteris abgesondert werden soll. Dryopteris setigera hat eine aus einigen breiten und auf dem Schnitt bogenförmigen Meristelen bestehende radiale Dictyostele mit bandförmigen Blattspurenbündeln, zwei für jede Blattlücke, und mit regellos auf den Meristelen

zerstreuten Wurzelspuren, welche mit der von Monachosorum einigermaßen verglichen werden können.

Hierbei handelt es sich auch um eine andere dem soeben erwähnten Monachosorum im Gattungscharakter sehr ähnelnde Art. Es ist ein erst von Maximowicz als Polypodium flagellare beschriebener, dann von verschiedenen Autoren in verschiedenen Zeiten von derselben Gattung zu Phegopteris, Ptilopteris oder Polystichum und endlich von mir zu Monachosorum gestellter Farn (Hayata, I, S. 28). Nun werden wir den Stelenbau dieses Farns besprechen und sehen, was für einer von den gerade jetzt angezeigten Gattungen er am nächsten kommt. Das Rhizom dieses Farns ist aufrecht oder aufsteigend; die Stele (Fig. 10 u. Taf. II, Fig. 10) ist eine mit elliptischen Blattlücken, zwei Blattspurenbündeln am Grunde jeder Blattlücke und 2—3 Wurzelspuren auf jedem Internodium versehene radiale Dictyostele. Eine einzige sklerotische Achse findet sich im Mark und dazu sind noch sklerotische Zellen in dem Parenchyma sowohl des Marks als auch der Rinde zerstreut vorhanden. Nach Erwägung all dieser Merkmale möchte es mir scheinen, daß der Farn ohne Zweifel als zum Monachosorum gehörig anzusehen sei.

V. Boniniella. Eine neue Gattung aus den Boninsseln. Ihre Beziehung zu Phyllitis, Antigramma und Camptosorus.

Der Farn, der die vorliegende neue Gattung Boniniella[1]) bildet, ist eine auf den Boninsseln einheimische und bis jetzt als Phyllitis Ikenoi bekannte Art. In seiner äußeren Gestalt gleicht er durchaus einer zu Phyllitis oder Antigramma zugehörenden Art, aber in seinem Stelenbau ist er von diesen letztgenannten zwei Gattungen in so hohem Grade verschieden, daß es zur Aufstellung einer neuen Gattung ausreicht.

Das Rhizom des Farns ist kriechend und von dorsiventraler Beschaffenheit. Die Stele (Fig. 11 u. Taf. II, Fig. 6) ist eine aus zwei dünnen Meristelen bestehende dorsiventrale Dictyostele. Von zwei Meristelen ist die eine dorsal und viel dünner, die andere aber ventral und ein wenig dicker. Die beiden Meristelen sind durch seitliche Bündel verbunden. Die Blattspurenbündel, zwei an der Zahl, entspringen beide aus dem mittleren Teil der die Blattlücke begrenzenden Meristelen. Von Wurzelspuren gibt es eine oder zwei für jedes Internodium. Die

1) Die Diagnose für diese neue Gattung ist in Bot. Mag. (Tokio) XLII, S. 337 gegeben.

Blattlücken sind zwischen der dorsalen und der ventralen Meristele in zwei Reihen wechselweise angeordnet.

Verschieden davon ist die Stele (Fig. 12 u. Taf. II, Fig. 8) von Phyllitis scolopendrium des Typus der Gattung, eine radiale Dictyostele mit beinahe kreisförmigen Blattlücken, zwei Blattspurenbündeln für jede Lücke und einer einzigen, gerade unter der Lücke sich befindenden Wurzelspur. Ein Vergleich der Stele von Boniniella mit der von Phyllitis zeigt, daß es zwischen beiden Gattungen sicherlich

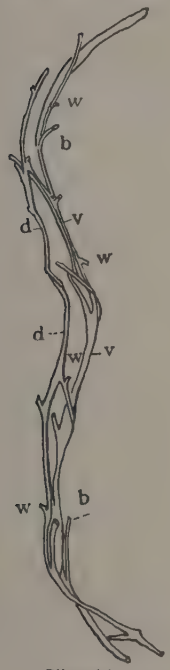


Fig. 11.

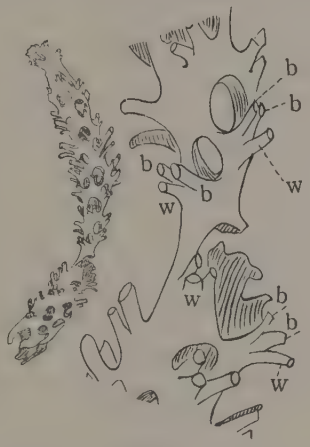


Fig. 12.

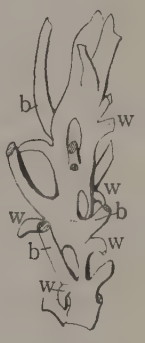


Fig. 13.

Fig. 11. Stele von Boniniella Ikenoi (Mak.) Hayata; d = dorsale Meristele, v = ventrale Meristele, w = Wurzelspuren, b = Blattspuren.

Fig. 12. Stelen von Phyllitis scolopendrium (L.) Newn.; w = Wurzelspuren, b = Blattspuren.

Fig. 13. Stele von Camptosorus sibiricus Rupr.; w = Wurzelspuren; b = Blattspuren.

einen generischen Unterschied gibt. Nun betrachten wir eine andere Gattung Antigramma, mit welcher Boniniella wohl die größte Ähnlichkeit zu haben scheint. Es ist eine jetzt als Synonym von Phyllitis behandelte, ehemals aber von Presl (1836, Tent Pterid., S. 120) als eine besondere Gattung angesehener Farn. Eine Art von Antigramma, welche unseren Pflanzen am nächsten steht, ist A. plantaginea Presl. (= Asplenium Douglasii Hook. et Grev., S. 150). Dieses ist jedoch von unserem Farn in dem Netzwerke der Adern verschieden. Was den Stelenbau von Antigramma betrifft, so ist es schwierig, irgend etwas Bestimmtes zu sagen, weil mir kein

Exemplar von dieser Gattung für eine genaue Untersuchung zur Verfügung steht und es noch keine auf diese Sache eingehende Literatur gibt. In bezug auf das Rhizom von Antigramma brasiliensis, welches jetzt als gleichartig mit A. plantaginea bekannt ist, konstatiert Baker „caudex erect, copiously rooting" (Hook., Baker, Syn. Fil., S. 247). Presl, der die Gattung aufstellte, spricht vom Rhizom in der Diagnose als „Rhizoma subrotundatum, frondes fasciculatae" (Presl, l.c. S. 120). Nach einer Erwägung der soeben erwähnten Angaben von Baker und Presl scheint mir, daß Antigramma eine Pflanze sein muß, die ein aufrechtes mit in Büschen zusammenstehenden Blättern versehenes Rhizom und eine radiale Dictyostele, beide ähnlich den von Phyllitis, besitzt. Falls diese Vermutung richtig ist, so ergibt sich, daß sich unsere neue Gattung Boniniella durch das mit voneinander abstehenden zum Rhizom gegliederten Blättern versehenen, kriechenden, dorsiventralen Rhizom und die aus sehr dünnen Meristelen bestehende dorsiventrale Dictyostele von Antigramma genau unterscheidet.

Beiläufig möchte ich an dieser Stelle den Stelenbau der Camptosorus erwähnen, die zwar einmal als eine Untergattung der Phyllitis betrachtet wurde, jetzt aber allgemein als eine besondere Gattung anerkannt ist. Die Stele (Fig. 13) ist eine radiale Dictyostele mit einem einzigen Blattspurenbündel und einer einzigen Wurzelspur gerade unter der Blattspur. Sie ist daher durch das einzige Blattspurenbündel von der von Phyllitis verschieden. Soweit meine Erfahrung geht, ist eine derartige Verschiedenheit ein Beweis für die Richtigkeit der Trennung der Camptosorus von Phyllitis.

VI. Pentarhizidium. Eine neu aufgestellte Gattung, welche von einem bisher unrichtig als Matteuccia orientalis verzeichneten Farne repräsentiert wird.

Der japanische Farn, worauf die vorliegende neue Gattung Pentarhizidium[1]) etabliert ist, ist eine bis jetzt als Matteuccia orientalis bekannte Art. Er ist weder gleichartig mit dem Typus der letzteren Art, wie ich später erklären werde, noch ist er der Matteuccia, deren Typus M. Struthiopteris ist, zuzuschreiben. Die Stele des japanischen Farns (Fig. 14 u. Taf. I, Fig. 1) ist eine radiale Dictyostele. Von Blattspurenbündeln gibt es zwei, deren jedes aus dem niedrigeren Teil der an die Blattlücke grenzenden Meristelen entspringt. Von

1) Die Diagnose über diese neue Gattung ist in Bot. Mag. (Tokio) XLII, S. 345 gegeben.

Wurzelspuren sind fünf für eine Blattlücke vorhanden, wovon die obersten zwei Bündel auf dem in der Nähe der Blattspurenbündel liegenden Teil der Meristelen liegen, während die unterste ziemlich niedrig am Grunde der Blattlücke der Meristele liegt; die mittleren zwei aber liegen zwischen der untersten und einer der obersten; kurz, es sind im ganzen fünf Wurzelspuren, zwei oben, zwei in der Mitte und eine unten.

Nun wollen wir die Stele der Matteuccia Struthiopteris erwägen. Es (Fig. 15 u. Taf. I, Fig. 5) ist auch eine radiale Dictyostele mit zwei Blattspurenbündeln vorhanden, wovon jedes aus dem niedrigeren Teil einer der beiden an die Blattlücke grenzenden Meristelen entspringt,

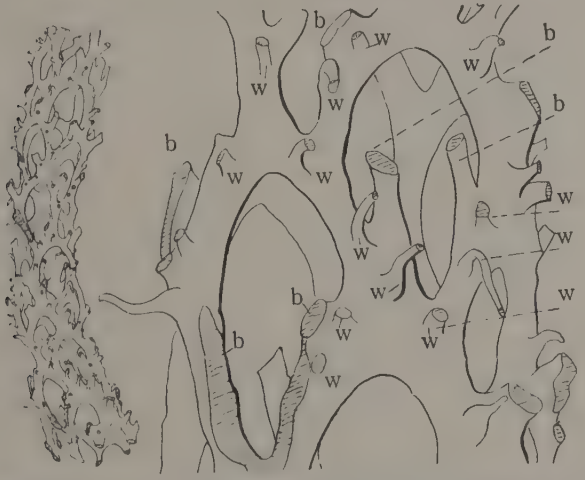


Fig. 14. Stele von Pentarhizidium japonicum Hayata; *w* = Wurzelspuren, *b* = Blattspuren.

fast auf dieselbe Weise wie bei der Stele von Pentarhizidium, aber mit durchaus verschieden angeordneten Wurzelspuren. Die letztere sind nur zwei in allem, und zwar entspringt die eine (die untere) aus ein wenig nach unten dem Grunde der Blattlücke und die andere (die obere) hängend aus der Spitze derselben Lücke. Soweit ich in Kenntnis gesetzt bin, ist die letztere Sorte der Wurzelspuren in sonst allen Arten der Farne nie getroffen. Diese obere Wurzelspur ist in den meisten Fällen vielmehr schlecht entwickelt, und gewöhnlich bleibt sie eingebettet in der Rinde, selten aber kommt sie aus der letzteren hervor. Ob diese eine reduzierte Wurzel oder ein ganz am Anfang der Entwicklung bleibendes, in anderen Gattungen oft klar entfaltetes zentrales

Bündel sei, ist sofort ganz unsicher. Auf jeden Fall ist so viel sicher, daß sie ein erwachsenes Organ ist, weil sie immer dieselbe Gestalt aufzeigt.

Wollen wir hierauf die soeben erwähnten beiden Sorten der Stelen vergleichen und sehen, auf was für eine Weise sie in Beziehung gebracht sind. Sie ähneln sich einander in der mit zwei Blattspurenbündeln versehenen radialen Dictyostele, und dennoch gehen sie sehr weit auseinander in der Beschaffenheit, in der Zahl und in der Stellung der Wurzelspuren. In unserem japanischen Farn, wie bereits erwähnt, sind fünf Wurzelspuren für jede Blattlücke; alle entspringen aus den niedrigeren Teilen der die Lücke begrenzenden Meristelen, während in Matteuccia Struthiopteris nur zwei für jede Lücke sind und zwar die eine auf der oberen Seite, die andere auf der unteren Seite derselben Lücke liegt. Diese Verschiedenheit in dem Stelenbau ist nach meinem Dafürhalten groß genug, um sie beide generisch zu trennen. Jetzt wollen wir betrachten, inwiefern die beiden Farne in der Stellung der Sori voneinander abweichen. Die Sori von Matteuccia Struthiopteris sind in einigen Reihen auf beiden Seiten der mittleren Rippen des fruchtbaren Blattes angeordnet, während die Sori von Pentarhizidium in einer einzigen Reihe aufgestellt sind. Ferner gehen die Äderchen der fertilen Wedel von M. Struthiopteris unter den Sori durch, während sie bei dem japanischen Farne und nach Bower auch bei dem himalajaischen nur bis an die Sori reichen (Bower, Ann. Bot., 26, Pl. XXXVI, Fig. 36). Das randständige Indusium von M. Struthiopteris ist dünn und fast durchscheinend, das unserer neuen Gattung ist aber dick und lederartig.

Fig. 15. Stele von Matteuccia struthiopteris (L.) Todaro; *w* = Wurzelspuren, *b* = Blattspuren.

Nach Erwägung aller dieser in dem Bau der Stelen und Sori sich befindenden Verschiedenheiten sehe ich mich zum Schlusse gezwungen, daß der japanische Farn, der bis jetzt als zur Matteuccia gehörig angesehen wurde, eine von derselben ganz verschiedene neue Gattung Pentarhizidium darstellen sollte.

Es sei ferner erwähnt, daß die bis jetzt als Matteuccia orientalis verzeichnete japanische Art mit dem himalajaischen Farn, der vielleicht der Typus von Matteuccia orientalis von Hooker ist, nicht gleichartig ist (Hooker, 2nd Cent. Fern., t. 4). In dem himalajaischen Exemplar verzweigen sich die die Sori tragenden Äderchen gerade oder beinahe am Grunde zu mehreren kleinen Zweigen, während sie sich beim japanischen Farn gerade am Grunde erst in zwei teilen, worauf sich dann jeder kleine Zweig gabelförmig am mittleren oder unteren Teil in die an der Spitze je einen Sorus tragenden äußersten Äste verzweigt. Es ist also jetzt sehr klar, daß der japanische Farn von dem himalajaischen verschieden ist und deswegen einen neuen Namen fordert, wofür ich Pentarhizidium japonicum[1]) vorschlage.

Was die Zugehörigkeit des himalajaischen Farnes anbetrifft, so ist es ganz sicher, wie es aus seiner großen Ähnlichkeit mit dem japanischen Farn klar zu begreifen ist, daß der himalajaische Farn zu Pentarhizidium gehört und deswegen einen neuen Namen Pentarhizidium orientale[2]) erhalten sollte.

VII. Micropolypodium. Eine neu etablierte Gattung, welche von einem bis jetzt als Polypodium pseudotrichomanoides bekannten Farne repräsentiert wird.

Der vorliegende Farn, auf Grund dessen die neue Gattung aufgestellt, ist eine Art, welche zuerst in Formosa gefunden wurde und wegen der Ähnlichkeit ihrer äußeren Gestalt mit Polypodium trichomanoides P. pseudotrichomanoides genannt wird. Im Frühling dieses Jahres beschloß ich seinen Stelenbau zu untersuchen, als ich fand, daß er keine in Polypodium gewöhnlich befindliche Dictyostele, sondern eine Protostele besitzt.

Diese und andere Verschiedenheiten, die ich später erläutern werde, veranlaßten mich eine neue Gattung, Micropolypodium[3]), für diesen formosaischen Farn aufzustellen.

Die Stele (Fig. 16 B) des diese neue Gattung vertretenden Farnes ist eine mit keiner Blattlücke versehene Protostele von ein wenig dorsiventraler Beschaffenheit. Er hat ein Blattspurenbündel, und eine Wurzelspur entspringt gerade unterhalb der Blattspur oder aus der einen oder

1) Pentarhizidium japonicum Hay. in Bot. Mag. (Tokio), XLII, S. 345.

2) Pentarhizidium orientale Hay., l. c. S. 345.

3) Die Diagnose dieser neuen Gattung findet sich in Bot. Mag. (Tokio), XLII, S. 341.

anderen Seite der letzteren. Diese Protostele hat zwar die äußere Gestalt einer solchen, ist aber in ihrem inneren Bau einer Solenostele sehr ähnlich. Wie es auf dem Querschnitt des Stammes gesehen werden kann (Fig. 16 A), zeigt das Xylem denjenigen Bau, der von Bower ein seleno-xylischer Ring genannt wurde (Bower, Ferns I, S. 124, Fig. 118 und II, S. 158, Fig. 443). Es gibt beinahe kein Zeichen des typischen Protoxylems. Dieser Bau wird bei den Polypodiaceen ziemlich selten, dagegen bei den zu anderen Familien gehörenden Farnen, wie Aneimia, Schizaea, Botrychium, Helminthostachys, Osmunda und Gleichenia pectinata (Bower, Ferns I, S. 126) oft getroffen.

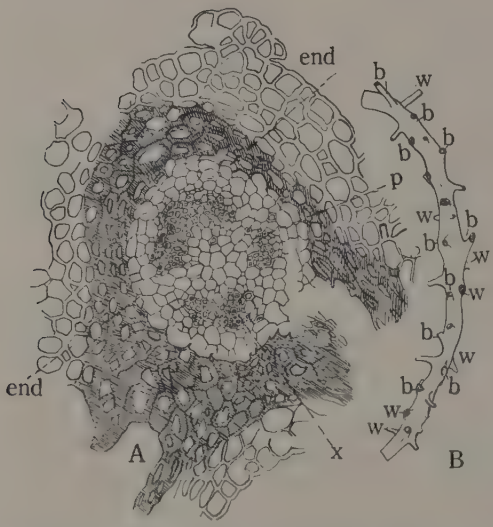


Fig. 16. Micropolypodium pseudotrichomanoides Hayata; *A* = Querschnitt des Stammes, *B* = Stele, *w* = Wurzelspuren, *b* = Blattspuren, *end* = Endodermis, *x* = Xylem, *p* = Phloem.

Ein Blick auf den hier gegebenen Schnitt zeigt uns, daß die Rinde in zwei Lager, ein äußeres und ein inneres, geteilt ist. Der äußere Teil besteht aus 3—4 Lagern sklerenchymatischer Zellen, von der gewöhnlichen Beschaffenheit, der innere aber besteht aus drei Lagern dicker sklerenchymatischer Zellen, die eine Gegenwirkung der starken Verholzung zeigen. Die Endodermis umringt beinahe vollständig die Protostele. Der Perizykel ist aus den parenchymatischen Zellen von einem oder zwei Lagern gesetzt. Der Phloem ist in den meisten Fällen nur stellenweise hier und da auf der äußeren Seite des Xylems vorhanden und bildet daher keinen vollständigen Ring. Dagegen beschreibt das Xylem einen vollendeten Kreis, der nur da, wo Blattspuren vorspringen, unterbrochen ist. Im Innern des Xylemringes ist das Mark des parenchymatischen Gewebes vorhanden. Dieses Mark zeigt klare Zeichen, daß es aus Gefäßen herstammt, aber nichts deutet darauf hin, daß das Mark ein in die innere Seite des Xylemringes eindringendes Gewebe der Rinde sei (vgl. Bower, Ferns I, S. 126). Diese Art von Stelen wird, wie bereits erwähnt, in den Schizaeaceen, Ophioglossaceen,

Osmundaceen und Gleicheniaceen gewöhnlich gefunden. Aber soweit ich weiß, ist sie dagegen selten in den Polypodiaceen und vielleicht ist sie das, was wir bis jetzt in keiner Art von Polypodium gesehen haben (vgl. Posthumus, S. 244—246). Dieser eigentümliche Stelenbau der neuen Gattung ist, meines Dafürhaltens, ein hinreichendes Merkmal, das sie von anderen Gattungen trennt. Die neue Gattung kommt durch die in Büscheln zusammenstehenden nicht zum Rhizom gegliederten Blätter in die Nähe von Ctenopteris oder Calymmodon (Christensen, S. XLIX). Soweit ich Polypodium multicaudatum (eine Art von Ctenopteris) und P. cucullatum (eine Art von Calymmodon) untersucht habe, hat Ctenopteris eine gewöhnliche Form der Dictyostele, nämlich eine mit zwei Blattspurbündeln und eine einzige unterhalb der Blattlücke liegende Wurzelspur versehene Form, während die Dictyostele des Calymmodon aus sehr dünnen Meristelen besteht und mit einem einzigen Blattspurbündel und einer einzigen unterhalb demselben Bündel liegenden Wurzelspur versehen ist. Also unterscheiden sich beide Gattungen, Ctenopteris und Calymmodon, von der durch die Protostele charakterisierten neuen Gattung dadurch, daß sie beide eine Dictyostele besitzen.

VIII. Die systematische Stellung von Brainea im Licht der Anatomie der Stele und des Sporangiums.

Die Gattung Brainea umfaßt jetzt zwei Arten; die aus Hongkong und dem südlicheren Siam (nach Chrisensen) beigebrachte B. insignis und die auf Formosa beschränkte B. formosana[1]). Es sind beide große uns an eine Art der Cyatheaceen erinnernde Farne. Die Stele von B. formosana (Fig. 17 u. Taf. I, Fig. 2) ist eine aus sehr dicken Meristelen bestehende radiale Dictyostele. Sie hat ein merkwürdiges Ansehen, insofern sie von der Seite gedrückte Meristelen besitzt, die, auf dem Schnitt gesehen, in einem Kreis strahlenförmig angeordnet sind (Fig. 17 C), eine Form, die zwar oft bei den Cyatheaceae, aber bei den Polypodiaceen nur sehr selten gefunden wird. Unter den auf dem Schnitte des Stammes gesehenen Meristelen haben einige die Form außen gewölbter Bogen, die anderen aber sind nach innen gewölbt. Ein konvexer Bogen entspricht der am Grunde einer Blattlücke vorhandenen Meristele, ein konkaver der an der Spitze einer Blattlücke vorhandenen. Von den Blattspurenbündeln gibt es an ihren Ausgangs-

1) Die Diagnose über diese Art ist in Bot. Mag. (Tokio) XLII, S. 237 gegeben.

punkten wenigstens zwei und höchstens sechs. Wenn mehr als zwei vorhanden sind, so ist das auf der adaxialen Seite liegende Paar dicker, die übrigen auf der abaxialen Seite liegenden aber dünner. Von Wurzelspuren sind eine oder zwei am Grunde jeder Lücke vorhanden (Fig. 17 A, B). Die über B. formosana soeben erwähnten Angaben stimmen mit denen von Bower über B. insignis gemachten im wesentlichen überein (Ann. Bot. 1914, S. 396).

Das fertile Blatt von B. formosana trägt die Sporangien in den meisten Fällen nur auf denjenigen Adern, welche an die äußere Seite der kleinen auf beiden Seiten der Rippe in einer Reihe gestellten Maschen grenzen, aber nicht auf den Adern, die aus den soeben genannten Maschen zu dem Rande des Blattes vorspringen. In dieser Beziehung hat dieser Farn ohne Zweifel eine große Ähnlichkeit mit Woodwardia. Andererseits trägt das fertile Blatt von B. insignis die Sporangien überall auf der Oberfläche, d. h. auf allen Adern oder Äderchen, sowohl auf den freien als auch auf den anastomosierten. Dadurch ist die letztere Art weniger mit Woodwardia verwandt, als B. formosana mit der letzteren.

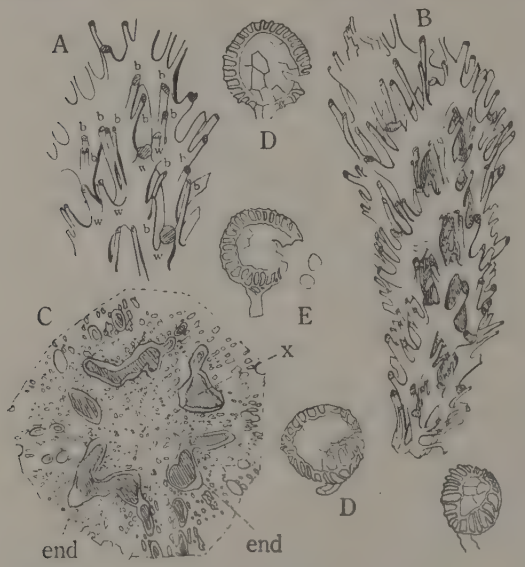


Fig. 17. A und B = Stele von Brainea formosana Hayata; C = Querschnitt von derselben Art; D und D' = Sporangien von Brainea insignis Hooker; E = Sporen der letzteren Art; *end* = Endodermis; *x* = Xylem.

Die Gestalt der beiden Farne, B. formosana und B. insignis, erinnert uns wegen ihrer $^1/_3$—$^2/_3$ m über der Erde aufragenden aufrechten Stämme und ihrer Blattkronen an eine Art des Baumfarns. Durch diese zwischen Brainea und Baumfarne bestehende äußere Ähnlichkeit und auch durch die bereits erwähnten seitlich gedrückten Meristelen veranlaßt, habe ich im Bau der Sporangien einige andere Beziehungen zwischen den Cyatheaceen und der vorliegenden Gattung

zu finden versucht. Die Sporangien von Brainea (Fig. 17 D, D') besitzen, soweit ich durch die Untersuchung von B. insignis festgestellt habe, einen vollkommenen Ring wie die von Dipteris oder Cheiropleuria (Bower, Ferns, II, S. 316, Fig. 576; l. c. I, S. 254, Fig. 251) und zeigen eine große Verschiedenheit von der typischen Form der Polypodiaceen. Diese Art des Sporangiums mit einem vollkommenen Ring ist das, was in Cyatheaceae, Hymenophyllaceae, Dicksoniaceae (einige Gattungen ausgenommen) und Dennstaedtiineae (Bower, Studies III, S. 471), die sämtlich von Bower unter die Gradatae gruppiert sind, gewöhnlich vorhanden ist. Wenn auch darüber nicht sogleich eine Entscheidung gefällt werden kann, ob das Vorhandensein des vollkommenen Ringes im Sporangium bei beiden, den Gradatae und der Brainea, ihre unmittelbare Verbindung zeige, bin ich doch vielmehr geneigt anzunehmen, daß es auf eine nähere Beziehung zwischen den beiden Gruppen hinweist. Bower (III, S. 397) sagt, Brainea sei ein aus einem Vorfahr der Gradatae entstandener Typus, der sich zu einem Zustand der Mixtae entwickelt habe. Diese von Bower aus dem Studium der Entwicklungsgeschichte erschlossene Angabe stimmt ganz mit meiner auf Beobachtungen über den Bau der Sporangien gestützten Meinung überein. Die Vollständigkeit des Ringes, die basipetale Sukzession der Sporangien und die von der Seite gedrückten Meristelen, alle diese gewöhnlich in den Cyatheaceen vorkommenden Eigenschaften sind, zusammen genommen, nach meinem Dafürhalten ein genügendes Merkmal, das uns berechtigt, eine die Polypodiaceae mit den Cyatheaceae verbindende neue Tribus, die ich Braineeae zu nennen vorschlage, aufzustellen.

Was die Stellung des neuen Tribus in einem jetzt allgemein aufgenommenen, z. B. in Christensens Index oder in Englers Syllabus erwähnten System, anbetrifft — ich meine, nicht die natürliche Stellung, sondern eine nur der Bequemlichkeit willen bestimmte Stellung —, so möchte ich sie am Ende der Polypodiaceae und dicht an die Acrosticheae stellen, indem ich dabei als Beispiel auf Cheiropleuria verweise, die einen vollkommenen Ring, wie den von Brainea, besitzt, und zu den Acrosticheae gerechnet wird.

Nun wollen wir die natürliche Stellung des neuen Tribus — die natürliche Stellung in der wirklichen Bedeutung, wie sie sein soll — erwägen. Bezüglich der natürlichen Beziehung der Braineeae, welche sie zu den anderen Gruppen der Farne hat und wodurch ihre Stellung in dem natürlichen Systeme bestimmt wird, meine ich, es gibt dafür keinen besseren Ausdruck, als zu sagen, daß sie in bezug auf den Bau

und die Entwicklungsgeschichte der Sporangien den Gradatae nahe kommt, mit Rücksicht auf die Verzweigung der Adern und der Stellung der Sporangien aber eine enge Beziehung zu der Blechneae hat. Dasselbe kann über die systematische Stellung von Peranema gesagt werden. Diese Gattung ist, wie ich es vorher erwähnt habe, mit Dryopteris eng verwandt. Anderseits sagt Bower (Ann. Bot. 26, S. 306), daß Peranema in ihrem unterständigen Indusium und in ihrem Gametophyt den Cyatheaceae sehr nahe steht. Also muß festgestellt werden, daß Peranema in einer Hinsicht eine enge Beziehung mit Dryopteris, in anderer Hinsicht aber mit den Cyatheaceae hat. Um die natürliche Stellung der Pflanzen in dem natürlichen Systeme und ihre verschiedenen Beziehungen zu anderen Gruppen zu verstehen, muß der bisher übliche Begriff des natürlichen Systemes eine große Veränderung erleiden, dergestalt, daß wir das System nicht in dem statischen, sondern in dem dynamischen Sinn zu denken haben, anders ausgedrückt, daß wir es mit der veränderlichen Stellung zu tun haben, d. h. der Ansicht, welche annimmt, daß dieselbe Pflanze nach verschiedenen Rücksichten verschiedenen Gruppen zugeteilt werden kann (vgl. Berg, S. 245—246; Crow, S. 133; Krause, S. 47—51). Aus diesem Grunde kann die wirkliche, natürliche Stellung einer Pflanze erst dann richtig begriffen werden, wenn man sie nach dem „Dynamischen Systeme" betrachtet, worüber ich im Jahre 1921 eine Abhandlung veröffentlicht habe (vgl. Hayata III, S. 98; Hayata V, The Relation, S. 1876—1886).

Zitierte Literatur.

Arbelaez, E. P., Die natürliche Gruppe der Davalliaceen (Sm.) Kfs., in Goebel, K., Bot. Abh. Heft 14, Jena 1928.

Berg, L. S., Nomogenesis or Evolution determined by Law, London 1926.

Bower, F. O., (I) Studies in the Phylogeny of the Filicales, II., Lophosoria and its Relation to the Cyatheaceae and other Ferns, in Ann. Bot. XXVI, 1912.

— (II) Studies in the Phylogeny of the Filicales, III., On Metaxya and certain other relatively primitive Ferns, in Ann. Bot. Vol. 27, 1913, S. 444—478.

— (III) Studies in the Phylogeny of the Filicales, IV., Blechnum and allied Genera, in Ann. Bot. Vol. 28, 1914, S. 363—423.

— (IV) Studies in the Phylogeny of the Filicales, VII., The Pteroideae, in Ann. Bot. XXXII, 1918, S. 1—69.

— (V) The Ferns, I. u. II. Cambridge 1923—1926.

Christ, H., (I) Die Farnkräuter der Erde, Jena 1897.

— (II) Die Geographie der Farne, Jena 1910.

Hayàta

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Hayata.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Christensen, C., Index Filicum, Hafniae 1906.
Crow, W. B., Phylogeny and Natural System. Journ. Genetics, XVII, 1926, S. 86—155.
Davie, R. C., The Structure and Affinities of Peranema and Diacalpa, in Ann. Bot. XXVI, 1912, S. 245—268.
De Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne. Leipzig 1877.
Diels, L., Polypodiaceae, in den Natürlichen Pflanzenfamilien, 1.—4., Pteridophyta, 1902.
Hance, H. F., Novum Polypodiacearum Genus, in Journ. Bot. Vol. XXII, 1884, S. 138—139.
Hayata, B., (I) Some Ferns from the Mountainous Regions of Formosa, in Bot. Mag. Tokyo, Vol. XXIII, 1909, S. 24—34.
— (II) On the Systematic Importance of the Stelar System, in Bot. Mag. Tokyo, Vol. XXXII, 1918, S. 253—262 u. S. 279—297.
— (III) The Natural Classification of Plants according to the Dynamic System, in Hayata, Ic. Pl. Formos. X, 1921, S. 93—234.
— (IV) On Monachosorella, a New Genus of Ferns, in Bot. Mag. Tokyo, Vol. XLI, 1927, S. 570—573.
— (V) The Relation between the Succession and Participation Theories and their Bearings upon the Natural System, in Proc. III. Pan-Pacific Sci. Congr. Tokyo, 1926, Vol. II, Chapt. IX, (G.) Bot., 1929, S. 1876—1886.
Krause, K., Eine neue Form des natürlichen Systemes, in Die Naturwissenschaften, Heft 4, 1922, S. 60—63 und in Englers Bot. Jahrb., Bd. 57, Heft 5, 1922, S. 47—51.
Posthumus, O., On some Principles of Stelar Morphology, in Recueil des Travaux Botaniques néerlandais, Vol. XXI, 1924.
Presl, C. B., Tentamen Pteridographiae, seu Genera Filicacearum praesertim juxta venarum decursum et distributionem exposita. Pragae 1836.

Tafelerklärung.

Tafel I.

Fig. 1. Pentarhizidium japonicum Hayata.
Fig. 2. Brainea formosana Hayata.
Fig. 3. Monachosorum subdigitatum (Bl.) Kuhn.
Fig. 4. Peranema formosana Hayata.
Fig. 5. Matteuccia struthiopteris (L.) Todaro.
Fig. 6. Acrophorus stipellatus (Wall.) Moore.
(Fig. 2 beinahe zu $^1/_2$ verkleinert, alle anderen in natürlicher Größe.)

Tafel II.

Fig. 1. Coniogramme japonica (Thbg.) Diels.
Fig. 2. Dryopteris tokyoensis (Matsum.) C. Ch.
Fig. 3. Cystopteris japonica Luerss.

Fig. 4. Dryopteris Miqueliana (Maxim.) C. Ch.
Fig. 5. Dryopteris phegopteris (L.) C. Ch.
Fig. 6. Boniniella Ikenoi (Mk.) Hayata.
Fig. 7. Ptilopteris triptera (Kze.) Hayata.
Fig. 8. Phyllitis scolopendrium (L.) Newn.
Fig. 9. Polystichum aculeatum (L.) Schott.
Fig. 10. Monachosorum flagellare (Maxim.) Hayata.
Fig. 11. Polystichum falcatum (L. f.) Diels.
Fig. 12. Dryopteris setigera (Bl.) O. Ktze.
Alle Figuren beinahe in natürlicher Größe.

(Die auf den Tafeln dargestellten Stelen mit Ausnahme von Taf. I Fig. 2 wurden aus den Rhizomen in der folgenden Weise ausgegraben. Zuerst wurde die Rinde mit einem Messer entfernt, die Blattspurbündel und Wurzelspuren sorgfältig vermittels einer Nadel und eines Meißels ausgegraben; die äußere Fläche der Stele freigemacht und die innere Fläche auch von dem Mark entblößt, dann wurde die Stele auf einer Seite (entweder der Rücken oder Bauchseite) mit einem Messer aufgeschnitten und das Mark durch den Riß mit dem Finger oder mit einigen Werkzeugen herausgenommen; endlich wurde der Riß durch Zusammenbindung der zerrissenen Meristelen mit einem feinem Zwirn wiederhergestellt. Unter den hier gegebenen Figuren zeigen einige die auf solche Weise gemachten Knoten. Die Stele der Fig. 2 in der Taf. I wurde vermittels Mazeration und Dissektion gewonnen.)

Über Entwicklungshemmungen bei Samenanlagen.

Von **Berta-Sibylle Sommer.**

Mit 83 Abbildungen im Text.

Inhaltsangabe.

Seite

Einleitung 63

1. Kapitel: Darlegung des Problems 64
Entwicklung der speziellen Fragestellungen. Beurteilung dieser Fragen in der bereits vorhandenen Literatur.

2. Kapitel: Ergebnisse der Untersuchungen 66
Methode und Technik. Beschreibung der beobachteten Vorgänge. Zusammenstellung der Ergebnisse.

3. Kapitel: Theoretische Folgerungen 89
Die Verkümmerungserscheinung im Verhältnis zum Organisationstypus der gesamten Blüte. Betrachtung der Einzelvorgänge unter dem Gesichtspunkt typischer Übereinstimmung. Auswertung gefundener Typen für die Beurteilung der systematischen Stellung der untersuchten Pflanzen.

Einleitung.

Es ist eine seit Jahrzehnten bekannte Tatsache, daß bei einer Anzahl von Pflanzen (Quercus, Fagus, Castanea, Corylus, Betula, Alnus, Carpinus, Ostrya, Prunus, Aesculus, Acer, Fraxinus, Tilia) nur ein Same in jedem Fruchtknoten ausgebildet wird, obwohl stets mehrere Samenanlagen angelegt werden, und obwohl eine große Menge von Pollen auf die Narben gelangt, so daß an und für sich für alle Samenanlagen die Voraussetzungen gegeben wären, sich gleichmäßig weiter zu entwickeln. Diese Erscheinung, die wegen der Regelmäßigkeit ihres Auftretens bei den genannten Pflanzen wohl eine Erforschung beanspruchen kann, ist aber bisher noch nicht von der Wissenschaft zielbewußt untersucht worden. Zwar sind eingehende Arbeiten über die vor und während der Befruchtung eintretenden Vorgänge an der einzelnen, befruchteten Samenanlage von berufenen Händen genügend durchgeführt worden. Wie es scheint, hat man aber über der speziellen Fragestellung, die nur jede Samenanlage für sich ins Auge faßte, die allgemeine Frage außer acht gelassen, wie sich denn die Entwicklungsstadien aller Samenanlagen eines und desselben Fruchtknotens zueinander verhalten.

1. Kapitel: **Darlegung des Problems.**

Ein Vergleich zwischen den verschiedenen Entwicklungszuständen aller Samenanlagen eines und desselben Fruchtknotens umfaßt zweierlei Gegenüberstellungen; einmal das Verhältnis der einzigen, zum Samen reifenden Samenanlage zu den übrigen, verkümmernden; zum anderen den Vergleich zwischen den übrigen Samenanlagen untereinander.

Unter der Voraussetzung, daß zwischen den verkümmerten Samenanlagen kein Unterschied vorhanden ist — eine Annahme, die sich später als zutreffend herausstellen wird —, bleibt dann nur die Betrachtung des ersten Falles übrig. In den folgenden Untersuchungen muß es sich daher um die Auffindung von Merkmalen handeln, welche die fertile Samenanlage von den anderen nicht zur Samenreife gelangenden unterscheiden. Solche Untersuchungen müssen naturgemäß bis auf die Entwicklungszustände zurückgehen, in denen noch alle Samenanlagen vollkommen übereinstimmen, und sie sind bis zu dem Entwicklungsstadium auszudehnen, in dem nur noch der einzige junge Same übrig geblieben ist. Zwischen diesem Anfangs- und Endzustand muß sich ein Zeitpunkt befinden, von dem an eine Samenanlage sich von den übrigen in ihrem Entwicklungsverlauf erstmalig unterscheidet. Die Frage nach der Lage dieses Zeitpunktes bildet die spezielle Aufgabe der nachstehenden Untersuchungen.

Im einzelnen soll festgestellt werden:

1. ob sich ein solcher Zeitpunkt bei der genaueren Untersuchung durch charakteristische Merkmale bestimmen läßt,
2. wie dieser Zeitpunkt zeitlich mit der Befruchtung der sich später zum Samen entwickelnden Samenanlage zusammenhängt,
3. ob sich aus den gewonnenen Einzelergebnissen typische Vorgänge erkennen lassen.

Anhangsweise soll noch die Frage behandelt werden, ob die aus der Untersuchung sich ergebenden Typen in Zusammenhang gebracht werden können mit anderen, allgemeineren Problemen, welche die Stellung der untersuchten Pflanzen im System betreffen.

Der allgemeine Gang der Untersuchungen bestand darin, daß die Entwicklungsstadien aller Samenanlagen zwischen ihrer ersten Anlage und dem letzten Stadium des heranreifenden Samens vergleichend untersucht wurden. Von dem gewählten Vergleichszeitpunkt, dem Befruchtungsakt der später einzig übrigbleibenden Samenanlage aus lassen sich zwei Entwicklungsabschnitte unterscheiden, nämlich die Entwicklungsstadien

vor und die nach der Befruchtung. Von vornherein ist in bezug auf die zu erwartenden Ergebnisse mit folgenden Möglichkeiten zu rechnen:

A. Eine Differenzierung tritt schon vor der Befruchtung ein. In diesem Fall könnte ein Unterschied schon in der Embryosackentwicklung der verschiedenen Samenanlagen vorhanden sein. Es wäre z. B. möglich, daß der Eiapparat bei der einen Samenanlage kräftiger entwickelt wäre als bei allen übrigen, oder es könnte überhaupt nur die eine Samenanlage allein einen Eiapparat entwickeln, alle übrigen aber auf einem früheren Entwicklungsstadium stehen bleiben.

B. Die Differenzierung tritt am Zeitpunkt der Befruchtung ein. Dann müßte, falls man nicht mit einer Differenzierung der Pollenkörner rechnen wollte, angenommen werden, daß die Unterschiede nicht in der Befruchtungsfähigkeit der Samenanlagen liegen, sondern daß sie in der Eigenart des Befruchtungsvorgangs selbst begründet sind. Die Verschiedenheiten in den Folgeerscheinungen könnten sich etwa daran äußern, daß die übrigen Samenanlagen überhaupt nicht mehr von Pollenschläuchen erreicht werden, oder daß sie erst später von ihnen erreicht werden, und daß sich dann nur die zuerst befruchtete Samenanlage weiter entwickeln kann.

C. Die Differenzierung tritt erst nach der Befruchtung ein. Dies bedeutet mit anderen Worten, daß eine Samenanlage sich in ihrem Befruchtungsakt noch nicht von den anderen unterscheidet, sondern daß ihre Befruchtung zusammenfällt mit der Befruchtung aller übrigen. Die Differenzierung müßte in diesem Fall erst später irgendwie eintreten.

In der gesamten Literatur über die Embryologie der in Frage kommenden Pflanzen finden sich, soweit bekannt, nur drei Bemerkungen, welche die Tatsache, daß gewisse Samenanlagen keine Samen entwickeln, überhaupt erwähnen. Der erste, der die Erscheinung ins Auge faßte, war W. Hofmeister (1849). In seiner Untersuchung über die Entstehung des Embryo an Prunus cerasus findet sich die Bemerkung, er habe so oft beide Samenanlagen befruchtet gefunden, daß er nicht daran zweifle, „in sehr vielen Fällen erfolge das Fehlschlagen eines der Eichen erst nach der Befruchtung". Die beiden anderen Bemerkungen stammen einmal aus Untersuchungen von S. Nawaschin an der Birke (1894) und zum anderen aus der Arbeit von J. Wolpert über Alnus alnobetula (1910). Beide Forscher haben Embryonen in beiden Samenanlagen eines und desselben Fruchtknotens festgestellt und schließen daraus, daß der eine Same in der Frucht dieser Pflanzen aus einem Wettstreit zwischen zwei gleichberechtigten Embryonen hervorgegangen sei.

Aus den bisher vorliegenden Arbeiten ergibt sich also, daß nur der unter C erörterte Fall in Erwägung gezogen worden ist. Ihrer Betrachtungsweise haftet der grundsätzliche Fehler an, daß sie sich mit der Feststellung eines Endzustandes begnügen. Daher ist es erklärbar, daß sie sich vor einer entwicklungsgeschichtlichen Nachprüfung nicht behaupten konnten.

2. Kapitel: **Ergebnisse der Untersuchungen.**

Die Ausführung der Untersuchungen geschah so, daß an der Hand von Mikrotom-Längsschnitten der anatomische und morphologische Bau der Samenanlagen desselben Fruchtknotens vergleichend beobachtet wurde. Es ist zwar möglich, daß die ersten Unterschiede sich bereits in inneren Vorgängen anbahnen und daß die Differenzierung in Wirklichkeit schon auf einer früheren Stufe einsetzt, als mit der angewandten optischen Methode festgestellt werden kann. Aber wir besitzen keine anderen Methoden, um die am lebenden Objekt, etwa im chemischen Aufbau sich einstellenden Unterschiede, zu erkennen. Nur einmal konnte bei der Lösung der hier gestellten Aufgabe eine mikrochemische Untersuchungsmethode mit verwendet werden zum Nachweis von Reservestoffen im Nucellus (s. Corylus). Sicher bestehen aber die optischen Unterscheidungsmerkmale der Differenzierungen vollkommen zu Recht, denn es ist kaum denkbar, daß etwaige innere Unterschiede, z. B. im Chemismus, anders als vor den morphologischen Unterschieden auftreten könnten.

Bei der Durchführung der Methode bot die Kleinheit der Objekte erhebliche Schwierigkeiten. Um mit steter Sicherheit für alle Samenanlagen die gleiche Schnittebene zu erhalten, blieb nichts anderes übrig, als jede Samenanlage einzeln aus ihrem Fruchtknoten herauszupräparieren. Während der Weiterbehandlung (Fixieren, Alkoholreihe, Einbetten in Paraffin) wurde durchweg so verfahren, daß nur diejenigen Samenanlagen, die zu demselben Fruchtknoten gehört hatten, zusammen bearbeitet wurden, daß aber jeder Fruchtknoteninhalt für sich getrennt behandelt wurde. Auf diese Weise gelang es, ein unmittelbares und zuverlässiges Vergleichsmaterial herzustellen.

Die Schnittdicke der meisten Längsschnitte betrug 10 μ. Gefärbt wurde mit Heidenhain-Haematoxylin und nachgefärbt wurde mit Säurefuchsin. Als ein nahezu ideales Fixierungsmittel für alle Objekte erwies sich nach Versuchen mit den Fixiergemischen von Juel, Flemming, (schwache und starke Konzentration), Nawaschin, Hofker und Carnois das Fixiergemisch von Gilson-Petrumkewitsch. Bei Aesculus

ist der Embryosack von einer wässerigen Flüssigkeit erfüllt; daher drang das Fixiergemisch nur schwer ein, doch gelang die Fixierung sehr gut, nachdem die Objekte unter der Luftpumpe evakuiert worden waren und danach 24 Stunden lang bei 40° in Gilson gelegen hatten.

Um die Pflanzen, die systematisch zusammengehören, nicht voneinander zu trennen, sollen die nachstehenden Beobachtungen zunächst nur beschrieben werden, ohne Rücksicht auf ihre Einordnung unter die im ersten Kapitel hervorgehobenen Fälle des Zeitpunkts, an dem die Verkümmerung in Erscheinung treten kann. Erst zum Schluß wird eine Übersicht folgen, wie die an den verschiedenen Pflanzen vorgenommenen Nachprüfungen sich unter bestimmten zeitlichen Gesichtspunkten zusammenfassen lassen.

Die erste Gruppe bildet die Ordnung der Fagales.

1. Familie: **Betulaceae.**

Betula alba.

Über die Entwicklung des Embryosacks und die Befruchtung, die chalazogam ist, berichten Benson (1894) und Nawaschin (1894). Bensons Angaben über die Entwicklung des Embryosacks, der Ende Mai fertig ausgebildet vorliege, konnte ich bestätigen. Der Zeitpunkt der eintretenden Befruchtung, den Benson für Anfang bis Mitte Juni angibt, war dagegen in diesem Jahr (1928) für die Birken des Münchner Botanischen Gartens um etwa 10 Tage verschoben, indem man die ersten befruchteten Eizellen Ende Juni beobachten konnte. Die ersten Entwicklungsphasen des Embryosacks verliefen in der Weise, wie sie von Nawaschin beschrieben worden sind. Die Kernteilungen der Embryosackmutterzelle, die zum befruchtungsfähigen Embryosack führen, erfolgten für beide Samenanlagen desselben Fruchtknotens gleichzeitig und in der gleichen Weise. Die ersten Spuren eines Unterschieds zwischen den beiden Samenanlagen eines und desselben Fruchtknotens beobachtete ich Ende Juni. Ein solches Stadium ist in Fig. 1 wiedergegeben. Beide Samenanlagen enthalten ein einfaches Integument mit der von Nawaschin als primitives Merkmal geschilderten zweischichtigen Epidermis. Die Embryosäcke sind auffallend tief in den Nucellus eingelagert und von dem Scheitel desselben wie mit einer Kappe bedeckt.

Fig. 1. Betula alba: Zwei noch unbefruchtete Samenanlagen eines Fruchtknotens. (Größenunterschied).

Bei beiden Samenanlagen ziehen sich vom Funiculus her Gefäßbündel durch das Integument bis an die Chalaza. An der Chalaza befindet sich ein Rest des etwa drei Zellschichten starken, axilen Stranges, der in einer seiner Terminalzellen die Mutterzelle der Makrospore geliefert hat. Auch in bezug auf ihren Kerninhalt stimmen beide Samenanlagen vollkommen überein. Dagegen springt der Größenunterschied zwischen beiden Samenanlagen auffallend in die Augen. Dieser Größenunterschied macht sich auch im Lumen des Embryosacks deutlich geltend. Die an den Embryosack angrenzenden Zellen des Nucellus erscheinen bei der kleineren Samenanlage noch kleiner und plasmareicher als bei der größeren Samenanlage, wo sie sich aufzulösen scheinen.

Fig. 2. Betula alba: Zwei Samenanlagen eines Fruchtknotens mit Pollenschläuchen.

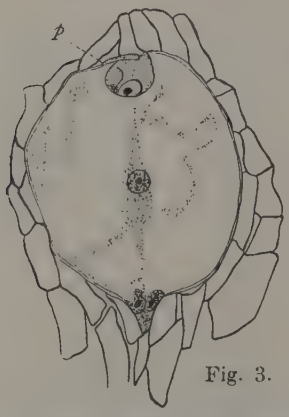


Fig. 3.

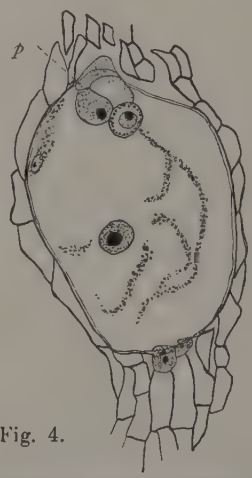


Fig. 4.

Fig. 3 u. 4. Betula alba: Die Embryosäcke stärker vergrößert. Kerninhalt übereinstimmend. (p = Pollenschlauch.)

Fig. 5. Betula alba: Embryo.

Einen interessanten Fall zeigt Fig. 2. Hier sind am Eiapparat der beiden Samenanlagen Pollenschläuche festzustellen. Ob die beiden Eizellen bereits befruchtet sind, ist nicht sicher zu entscheiden, da noch keine Kernteilung an der Eizelle zu beobachten ist. Immerhin erscheint es zweifelhaft. Denn erstens sind beide Synergiden noch ohne ein Zeichen der Veränderung, und zweitens ist auch die Membran des Pollenschlauchs noch ganz unversehrt. Im Vergleich zu Fig. 1 ist der Embryosack der zweiten Samenanlage in diesem Fall auffallend groß. Doch zeigen auch hier beide Samenanlagen deutliche Verschiedenheiten in der Form, wie

aus den Fig. 3 und 4, welche die Embryosäcke stärker vergrößert darstellen, hervorgeht.

Nach erfolgter Befruchtung tritt in der befruchtungsfähigen Samenanlage eine Streckung und Vergrößerung des Embryosacks auf Kosten des basalen Teiles des Nucellus ein. In dem Stadium, in dem man den jungen Embryo deutlich erkennt, ist der Nucellus bis auf eine kleine Kappe am Scheitel ganz verschwunden (Fig. 5).

Der Embryosack der zweiten Samenanlage macht nach den letzten Kernteilungen, die zur Anlage des fertigen Embryosacks führen, für gewöhnlich kein weiteres Wachstum mit. Der Embryosack bleibt klein und nimmt nur einen Teil des Nucellus ein. Der ganze Nucellus beginnt an der Chalaza zu schrumpfen. Die Mittellamellen der Zellen werden aufgelöst, der Embryosack wird von unregelmäßigen Plasmamassen angefüllt. Die Kerne sind noch eine Zeitlang zu erkennen. Schließlich, nachdem der Embryosack schon längst seine normale Gestalt verloren hat, verfallen auch sie der Degeneration (Fig. 6).

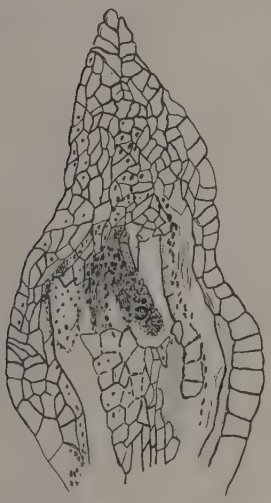


Fig. 6. Betula alba: Vorgang der Verkümmerung. Reste der Kerne.

Fig. 7. Betula alba: Endstadium der Verkümmerung.

Fig. 8. Betula alba: Zwei Samenanlagen eines von der Befruchtung ausgeschlossenen Fruchtknotens (entspr. Fig. 1).

Das Endstadium der Degeneration ist in Fig. 7 dargestellt. Die hier gezeichnete Samenanlage ist die Nachbarin der in Fig. 5 gezeichneten, befruchteten Samenanlage.

Abgesehen von dem schon an Fig. 2 beschriebenen Größen- und Formunterschied zwischen den noch unbefruchteten Samenanlagen, konnten die bisher vorgenommenen Feststellungen noch weiter bestätigt werden durch Untersuchungen an unbefruchtet gebliebenen Samenanlagen. Längst vor der Bestäubung wurde eine Reihe von weiblichen Blütenkätzchen durch Abbinden in Pergamenttütchen von der Bestäubung

und Befruchtung ausgeschlossen. Indem die Entwicklung dieser Samenanlagen gleichzeitig mit den unter normalen Bedingungen wachsenden untersucht wurde, konnten folgende Tatsachen sichergestellt werden:

1. Die Entwicklung des Embryosacks geschieht unabhängig von der Bestäubung. Eine durch den Pollenschlauch veranlaßte Reizwirkung kann für die zum fertigen Embryosack führenden Kernteilungsvorgänge nicht ausschlaggebend sein. Diese Beobachtung steht in vollkommenem Einklang mit den Angaben Wolperts für Alnus alnobetula.

2. Genau zu der Zeit, da man zuerst in den bestäubten Samenanlagen eine Differenz zwischen den beiden Samenanlagen eines und desselben Fruchtknotens feststellt, wird diese Differenz auch bei der abgebundenen Samenanlage deutlich. Diese Tatsache ist der beste Beweis

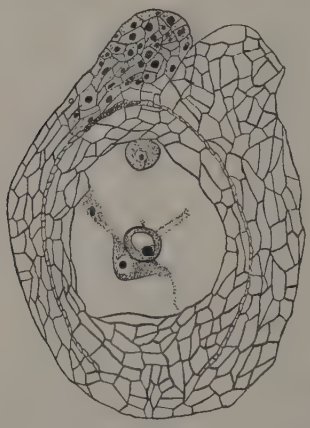


Fig. 9.

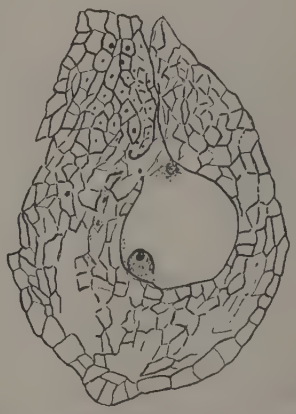


Fig. 10.

Fig. 9 u. 10. Betula alba: Die Embryosäcke aus Fig. 8 stärker vergrößert.

dafür, daß die Verkümmerung mit einer gewissen Gesetzmäßigkeit auf bestimmter Entwicklungsstufe einsetzt. Fig. 8, die der Fig. 1 entspricht, sowie Fig. 9 und 10, entsprechend 3 und 4, gestatten einen Vergleich zu ziehen zwischen den bestäubten und den abgebundenen Samenanlagen.

Nawaschin fügt an den Schluß seiner Darstellung von der Embryosackentwicklung der Birke folgende Bemerkung: „. . . Beide Samenanlagen von der Birke erscheinen vor der Befruchtung in allen Beziehungen vollkommen gleich. Es läßt sich somit nicht voraussehen, welche von beiden Samenanlagen der Befruchtung unterliegen und zum Samen sich entwickeln werde. Ich fand nicht selten nicht nur ein befruchtetes Ei, sondern auch einen ziemlich entwickelten Embryo in jeder der beiden Samenanlagen eines und desselben Fruchtknotens vor. Normalerweise ist natürlich das Auftreten eines einzigen Samens im Achenium der

Birke das Resultat eines Wettstreites der beiden befruchteten Samenknospen in der ersten Periode der Embryoentwicklung."

Wenn auch bei den an dieser Stelle untersuchten Samenanlagen zwei gleichzeitig befruchtete Eizellen nicht festgestellt werden konnten, so braucht die Richtigkeit der Nawaschinschen Beobachtung keineswegs in Zweifel gezogen zu werden. Doch kann ihre Deutung wohl nicht länger angenommen werden. Denn es läßt sich vor der Befruchtung voraussehen, welche von beiden Samenanlagen sich weiter entwickeln wird, und man kann wohl nicht bezweifeln, daß auch zwischen den zu zweien auftretenden Embryonen der beiden Samenanlagen desselben Fruchtknotens ein Unterschied besteht. Auch der zweite Embryo ist von vornherein dem Untergang geweiht.

Den ganzen Verlauf bei der Birke muß man sich wohl folgendermaßen vorstellen: Beide Samenanlagen machen ihre Entwicklung in vollständiger Übereinstimmung durch bis zu den Teilungen der Archespormutterzellen. Nachdem der Eiapparat aus diesen Teilungen gerade hervorgegangen ist, ist er offenbar noch nicht empfängnisreif, sondern braucht noch eine gewisse Zeit, in der er sich streckt und kräftiger wird. Diesen Streckungsprozeß macht offenbar nur die eine Samenanlage durch, so daß die andere trotz vollständiger Kernzahl des Embryosacks normalerweise befruchtungsunfähig bleibt.

Alnus glutinosa.

An den übrigen Vertretern aus der Familie der Betulaceen konnten prinzipielle Abweichungen von den für Betula charakterisierten Vorgängen nicht festgestellt werden. Die angegebenen Figuren werden die weitgehende Übereinstimmung bei allen Vertretern dieser Familie am deutlichsten machen.

Fig. 11 und 12 geben die ersten Größenunterschiede bei Alnus glutinosa wieder. Beide Samenanlagen sind noch nicht befruchtet und entsprechen in ihrem Entwicklungsstadium dem in Fig. 2 für Betula alba wiedergegebenen Stadium. Auch hier weisen beide Samenanlagen deutliche Formenunterschiede auf, indem auch hier bei der größeren Samenanlage das Lumen des Embryosacks gestreckter erscheint als bei der kleineren. Die Fig. 13 und 14, welche die beiden Embryosäcke bei stärkerer Vergrößerung zeigen, entsprechen durchaus den Fig. 3 und 4 für Betula alba. Zur Zeit, da sich bereits der Embryo entwickelt, finden wir, wie bei Betula, nur noch einen Rest von Nucellusgewebe am Scheitel erhalten (Fig. 15). Fig. 16 zeigt eine verkümmernde Samenanlage mit einem Embryo. Solche verkümmernde Samenanlagen, bei denen noch

eine Befruchtung und Embryobildung eingetreten ist, waren bei Alnus glutinosa mehrmals zu beobachten. Auffallend war dabei das völlige Fehlen von Endosperm. Wolpert hat bei Alnus alnobetula ebenfalls wiederholt in beiden Samenanlagen desselben Fruchtknotens Embryonen festgestellt. Auf Grund der Beobachtung der Frühstadien des Embryo-

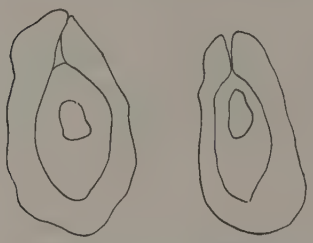


Fig. 11. Fig. 12.
Fig. 11 u. 12. Alnus glutinosa: Zwei Samenanlagen eines Fruchtknotens kurz vor der Befruchtung.

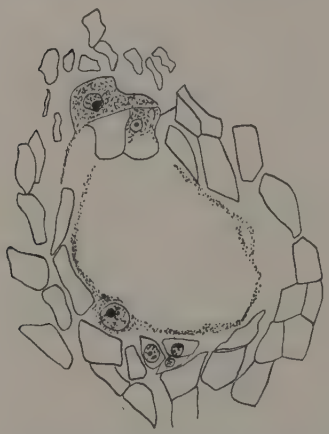


Fig. 13. Alnus glutinosa: Embryosack aus Fig. 11 stärker vergrößert.

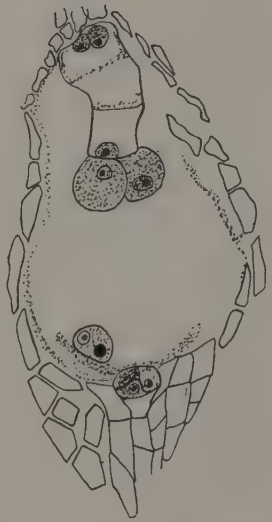


Fig. 14. Alnus glutinosa: Embryosack aus Fig. 12 stärker vergrößert (Reste der Archesporschwesterzellen).

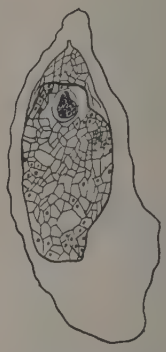


Fig. 15. Alnus glutinosa: Der entwicklungsfähige Embryo.

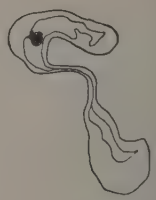


Fig. 16. Alnus glutinosa: Die verkümmernde Samenanlage zu Fig. 15.

sacks, die schon Differenzen bereits vor der Befruchtung erkennen lassen, erscheint die Annahme Wolperts, es handle sich bei Alnus alnobetula um zwei bis zu ihrer Befruchtung völlig gleichgestimmte Samenanlagen, unhaltbar. Sicher sind die Samenanlagen, selbst wenn es noch bei beiden zu einer Befruchtung kommt, verschieden gestimmt und ist nur ein Embryo zur Fortentwicklung und Samenreifung befähigt.

Corylus avellana.

Schon Nawaschin gibt an, daß die Samenanlagen von Corylus avellana in Größe und Gestalt sehr wechselnd erscheinen. Dieser Umstand macht es schwierig, schon vor der Befruchtung zwischen den zwei Samenanlagen eines und desselben Fruchtknotens äußerlich diejenige zu unterscheiden, welche der Verkümmerung preisgegeben wird. Doch zeigt ein Vergleich zwischen den aufeinanderfolgenden Entwicklungsstadien, wie die Differenzierung zustande kommt. Nach den untersuchten Schnitten scheint es, als ob bei der für den Samen vorgesehenen Samenanlage kurz vor der Befruchtung die Schwesterzellen der Makrospore (Fig. 17) nicht mehr zu erkennen sind, während bei der verkümmernden Samenanlage stets die Makrosporenschwesterzellen erkennbar bleiben (Fig. 18 und 19). Nawaschin gibt an, daß auch der befruchtete Embryosack die Archesporschwesterzellen noch enthalte (Nawaschin, Fig. 22). Doch fragt es sich, ob in dem von Nawaschin dargestellten Fall wirklich eine befruchtungsfähige Samenanlage vorgelegen hat. Man kann den Pollenschlauch nicht direkt am Eiapparat sehen und kann auch selbst an der Eizelle nichts sehen, was auf eine bereits eingetretene Befruchtung schließen ließe. Dieser Zweifel verdient um so mehr Beachtung, als alle übrigen Figuren durchaus übereinstimmen. (Die Figuren 19 und 20 entsprechen den Figuren 9, 10 und 11 bei Nawaschin.) Nawaschin betont, daß er wiederholt Samenanlagen mit nur einer Makrospore gefunden habe. Sollte diese einzige Makrospore nicht der von allen übrigen Schwesterzellen allein übrig gebliebene befruchtungsfähige Embryosack sein?

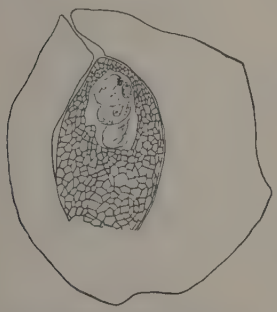


Fig. 17. Corylus avellana: Entstehung des Embryosackes aus einem vielzelligen Archespor.

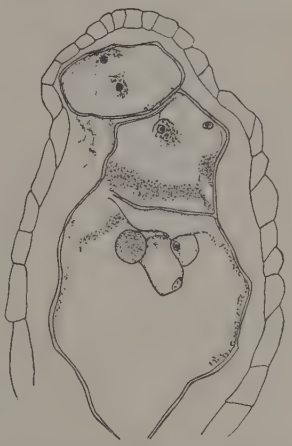


Fig. 18. Corylus avellana: Embryosack einer verkümmernden Samenanlage am Zeitpunkt der Befruchtung.

Einen Größenunterschied zwischen beiden Samenanlagen konnte man erst feststellen, nachdem die Befruchtung stattgefunden hatte.

Bei der befruchteten Samenanlage wird das Nucellargewebe bis auf einen schmalen Wandbelag aufgebraucht. Der Embryo liegt in einem Mantel von Endosperm (Fig. 21). Mikrochemische Untersuchungen ergaben, daß das Nucellargewebe der befruchteten Samenanlage zuckerhaltig ist, also wohl zur Ernährung der Eizelle dienen kann. Bei den

Fig. 19. Corylus avellana: Embryosack einer entwicklungsfähigen Samenanlage unmittelbar vor der Befruchtung.

Fig. 20. Corylus avellana: Die zu Nr. 19 gehörende, verkümmernde Samenanlage.

Fig. 21. Corylus avellana: Embryo.

Fig. 22. Corylus avellana: Stadium der vollendeten Verkümmerung.

später verkümmernden Samenanlagen wird das Nucellusgewebe nicht aufgebraucht und ergab keine Zuckerreaktion. Später löst sich das Gewebe von dem Integument ab und schrumpft allmählich (Fig. 22). Der Kern in Fig. 22 könnte als befruchteter Eikern gedeutet werden. Doch scheint es wahrscheinlicher, daß es sich um einen Polkern handelt. Auffallend ist bei Corylus, daß das mächtig entwickelte Integument noch lange erhalten bleibt.

Carpinus betulus.

Die Befunde bei Carpinus betulus decken sich in allen wesentlichen Zügen mit den vorher besprochenen. In bezug auf die Entwicklung der Samenanlagen konnte ich durch Vergleich zwischen bestäubten und in Pergamentpapier abgebundenen Blüten feststellen, daß die Anlage genau wie bei Betula ganz unabhängig von der Berührung der Pollenschläuche in beiden Fällen gleichmäßig vor sich ging. Die Differenzierung setzte bei Carpinus sehr spät ein, erst Ende Juli, nachdem die Bestäubung Ende Mai stattgefunden hatte. Leider litten die

meisten weiblichen Kätzchen, vor allem die Blüten in den Tüten so stark unter der Trockenheit des diesjährigen Sommers, daß kein befriedigendes Endergebnis in bezug auf den Zeitpunkt der Differenzierung bei bestäubten und bei abgebundenen Blüten erzielt werden konnte.

Wie bei Corylus war auch bei Carpinus schon vor der Wahrnehmung eines deutlichen Größenunterschiedes zwischen den ganzen Samenanlagen eine Verschiedenheit in den Größenverhältnissen zwischen den Embryosäcken der zwei, manchmal auch drei Samenanlagen eines Fruchtknotens vorhanden. Auch schien ein Unterschied in den Gewebestrukturen zu bestehen. Zu einem genauen Vergleich sollen die in Fig. 23 und 24 dargestellten Samenanlagen

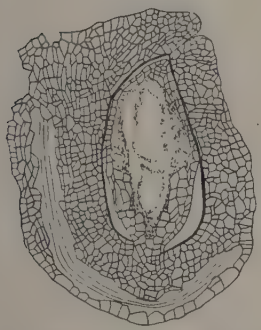


Fig. 23. Carpinus betulus: Struktur der entwicklungsfähigen Samenanlage vor der Befruchtung.

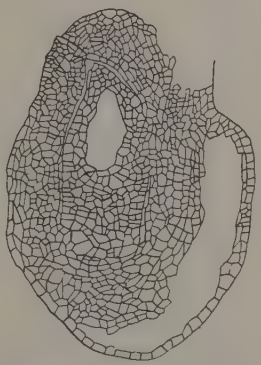


Fig. 24. Carpinus betulus: Struktur der Fig. 23 entsprechenden, verkümmernden Samenanlage.

Fig. 25.

Fig. 25 a.

Fig. 25 u. 25 a. Carpinus betulus: Größenverhältnisse unmittelbar nach der Befruchtung.

dienen. Es sind hier beide Samenanlagen in vollkommen gleicher Schnittlage getroffen. Der Kerninhalt stimmte bei beiden überein und bot das normale Bild. Die Kerne befanden sich aber auf den nicht median getroffenen Schnitten. Man sieht, wie der Nucellus der verkümmernden Samenanlage in seinem vegetativen Gewebe plasmaärmer ist. Er ist auch nur undeutlich von den Integumenten zu unterscheiden. Der Embryosack bleibt klein und eng, während der Embryosack der später befruchteten Samenanlage nach der Chalaza zu stark erweitert scheint. Kurz nach der Befruchtung, wenn schon die ersten Endospermkerne auftreten, die befruchtete Eizelle sich aber noch nicht weiter geteilt hat, wird auch der Größenunterschied augenfällig (Fig. 25). Fig. 26 zeigt den ganzen Embryosack der verkümmernden Samenanlage aus Fig. 25. Die Kerne

scheinen vollständig vorhanden zu sein. Der Embryosack der entsprechenden, befruchteten Samenanlage ist aber um ein Vielfaches größer und weiter. Fig. 27 zeigt einen kleinen Ausschnitt desselben mit der befruchteten Eizelle. Wenn ein vielzelliger Embryo und reichlich Endosperm zu sehen ist, ist der Nucellus der entsprechenden verkümmernden Samenanlage schon ganz verschrumpft (Fig. 29). Die Kerne sind auch auf diesem Stadium noch ganz erhalten, wie Fig. 30 zeigt. Befruchtete Eizellen konnten in den verkümmernden Samenanlagen nie festgestellt werden.

Fig. 26. Carpinus betulus: Embryosack der verkümmernden Samenanlage aus Fig. 25a.

Fig. 27. Carpinus betulus: Embryosack der befruchteten Samenanlage aus Fig. 25.

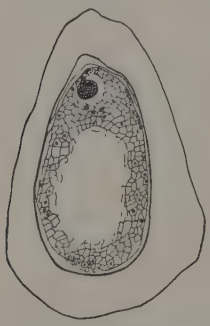


Fig. 28. Carpinus betulus: Embryo.

Fig. 29. Carpinus betulus: Endstadium der Verkümmerung.

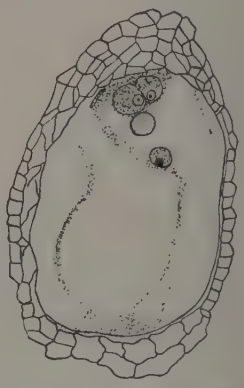


Fig. 30. Carpinus betulus: Embryosack aus Fig. 29 stärker vergrößert.

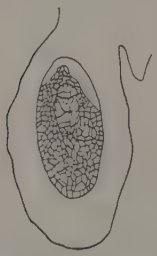


Fig. 31. Ostrya ostrya: Endstadium der Verkümmerung nach Befruchtung der entwicklungsfähigen Samenanlage.

Ostrya ostrya.

Zur Vervollständigung sollen noch zwei Figuren des Endstadiums von Ostrya ostrya hinzugefügt werden. Auch hier hört die später verkümmernde Samen-

Fig. 32. Ostrya ostrya: Die Makrosporen aus Fig. 31 stärker vergrößert.

anlage mit ihrer Weiterentwicklung auf, wenn die Makrosporen gebildet werden (Fig. 31 und 32). Befruchtung verkümmernder Samenanlagen konnte in keinem der untersuchten Fälle festgestellt werden.

Fig. 33. Ostrya ostrya: Das Fig. 31 entspr. Stadium der befruchteten Samenanlage.

2. Familie: **Fagaceae.**

Quercus pedunculata, Fagus silvatica, Castanea vulgaris.

Die mit der Familie der Betulaceen in die Ordnung Fagales einbegriffene zweite Familie der Fagaceen umfaßt die drei Gattungen Quercus, Fagus, Castanea. Die weiblichen Blüten der beiden ersten Gattungen besitzen einen dreifächerigen Fruchtknoten mit je zwei Samenanlagen. Von diesen sechs Samenanlagen verkümmern fünf. Bei Castanea handelt es sich um einen sechsfächerigen Fruchtknoten mit je zwei, also im ganzen 12 Samenanlagen. Nur eine von diesen 12 Samenanlagen bildet einen Samen aus.

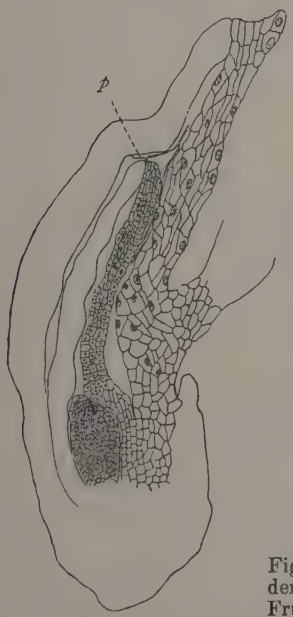


Fig. 34.

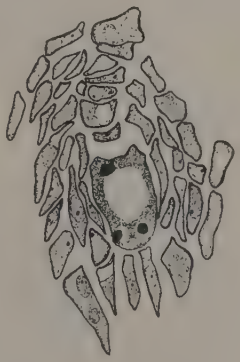


Fig. 35. Fagus silvatica: Embryosack aus Nr. 34 stärker vergrößert.

Fig. 34. Fagus silvatica: Eine der 6 Samenanlagen eines Fruchtknotens zur Zeit der Bestäubung.

Fig. 36. Fagus silvatica: Die befruchtungsfähige Samenanlage zur Zeit der Befruchtung.

Die Entwicklung des Embryosacks bei den drei Gattungen ist von Benson (1894) beschrieben worden und geht bei allen in vollkommen

übereinstimmender Weise vor sich. Der anatomische und morphologische Aufbau zeigt so viel Ähnlichkeit in bezug auf das langgestreckte, doppelte Integument mit dem von Funiculus kommenden Leitbündel, das im

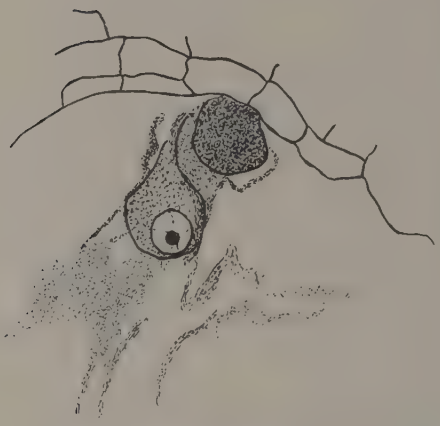


Fig. 37. Fagus silvatica: Eiapparat aus Fig. 36, stärker vergrößert.

Fig. 38. Fagus silvatica: Verkümmernde Samenanlage, entsprechend Fig 36.

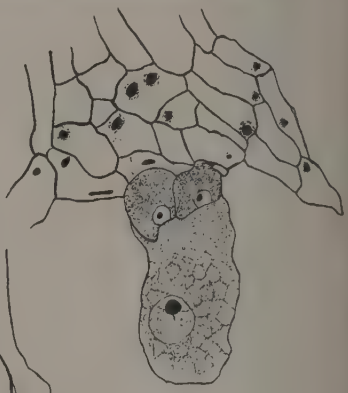


Fig. 39. Fagus silvatica: Eiapparat aus Fig. 38, stärker vergrößert.

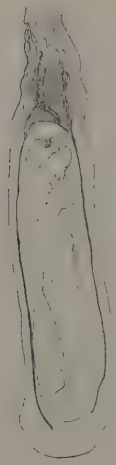


Fig. 40.

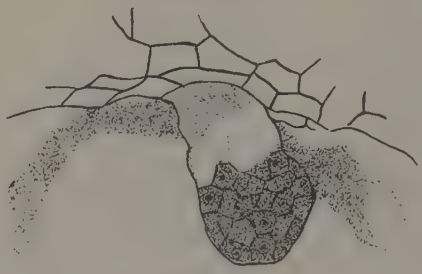


Fig. 41.

Fig. 40. Fagus silvatica: Embryo.

Fig. 41. Fagus silvatica. Embryo aus Fig. 40, stärker vergrößert.

Fig. 42. Fagus silvatica. Endstadium der Verkümmerung.

Fig. 42.

äußeren Integument endigt, in bezug auf den langen, schmalen Nucellus mit dem später sich nach der Chalaza hin verlängernden Embryosack und in bezug auf die Verwachsung der Mikropyle, daß es wohl berechtigt ist, die drei Beispiele im Zusammenhang zu behandeln. In bezug auf

die Entwicklung des Embryosacks wurden, wie bei Betula und Carpinus, auch an Quercus Versuche mit abgebundenen Blüten angestellt. Es zeigte sich, daß auch bei Quercus die Entwicklung unabhängig von einer etwaigen Reizwirkung durch den Pollenschlauch vor sich ging. Die

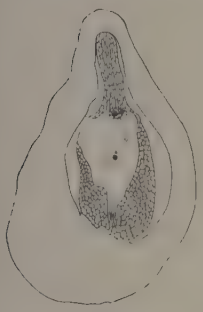


Fig. 43. Quercus pedunculata: Befruchtungsfähige Samenanlage kurz vor der Befruchtung.

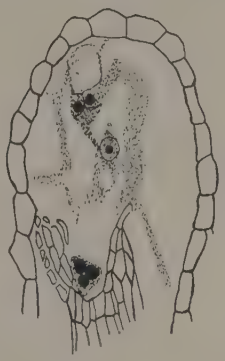


Fig. 44. Quercus pedunculata: Embryosack aus Nr. 44a.

Fig. 44a. Quercus pedunculata: Eine, Nr. 43 entsprechende, verkümmernde Samenanlage.

Fig. 45. Quercus pedunculata: Endstadium der Verkümmerung. (Zu Nr. 46 gehörend.)

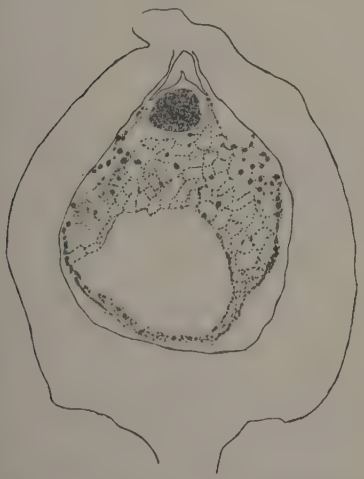


Fig. 46. Quercus pedunculata: Embryo.

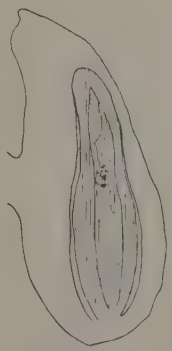


Fig. 47. Castanea vulgaris: Befruchtungsfähige Samenanlage zur Zeit der Befruchtung.

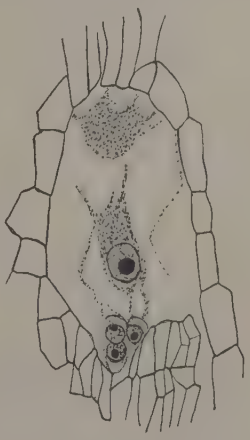


Fig. 47a. Castanea vulgaris: Embryosack aus Nr. 47.

Fig. 34—42 beziehen sich auf Fagus, 43—46 auf Quercus, 47—53 auf Castanea.

Bensons Beobachtung, daß die Befruchtung porogam sei, konnte bestätigt werden. Zur Zeit der Bestäubung hatte der Embryosack seine

fertige Ausbildung noch nicht erlangt (Fig. 35 und 52). Die ersten Größenunterschiede waren 10 Tage nach der Bestäubung wahrnehmbar. Die entsprechenden Längsschnitte zeigten, daß in diesem Stadium der Embryosack in fertiger Ausbildung bereits vorhanden war. Endosperm und die nach der Befruchtung einsetzenden ersten Teilungsvorgänge

Fig. 48.

Fig. 49.

Fig. 48a.

Fig. 49a.

Fig. 48 u. 48a. Castanea vulgaris: Eine der verkümmernden Samenanlagen aus demselben Fruchtknoten wie in Fig. 47.

Fig. 49 u. 49a. Castanea vulgaris: Die verkümmernde Samenanlage am Zeitpunkt der Befruchtung.

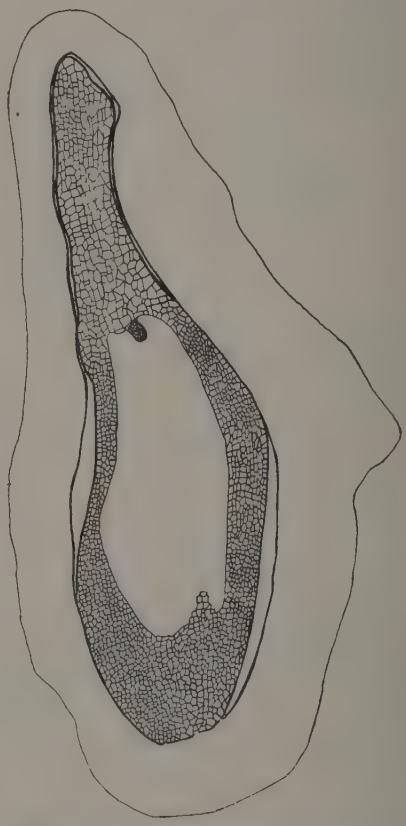


Fig. 50. Castanea vulgaris: Befruchtungsfähige Samenanlage zur Zeit der Befruchtung.

waren noch nicht zu beobachten. Die verkümmernden Samenanlagen unterscheiden sich von den zur Weiterentwicklung bestimmten hauptsächlich durch die Größenverhältnisse (Fig. 36 und 38, 43 und 44a, 47 und 48). Eine auffallende Veränderung macht bei Quercus und Fagus das innere Integument durch. Bei allen Samenanlagen beginnt es von dem Augenblick an, wo der Embryosack der befruchtungsfähigen Samen-

anlage seine definitive Größe erreicht hat, zu schrumpfen und wird schließlich bis auf eine einzige Zellreihe aufgelöst. Während bei Fagus das innere Integument eigenartige Verschlingungen ausstülpt, die zu einer Verschließung der Mikropyle führen (Fig. 36), kommt bei Quercus und Castanea der Verschluß durch ein bloßes Verwachsen der Integumente zustande (Fig. 45 und 46). Am Zeitpunkt der einsetzenden Verkümmerung war in allen verkümmernden Samenanlagen von Quercus, Fagus und Castanea der Embryosack mit acht Kernen ausgebildet vorhanden (Fig. 37, 39, 43, 44, 47, 49 und 51). Auch waren an verschiedenen Samenanlagen eines und desselben Fruchtknotens Pollenschläuche zu sehen.

Die Bilder der letzten Stadien der vollständigen Verkümmerung stimmen für die drei Gattungen so sehr überein, daß es nur einem geübten Auge gelingt, die Samenanlagen dieses Stadiums den Gattungen richtig zuzuordnen. Die Verkümmerung ist dadurch charakterisiert, daß der ganze Nucellus sich zunächst zusammenzieht zu einer schmalen, von den Integumenten abgelösten Säule (Fig. 42, 45, 48 und 52). Auch hier setzt also die Verkümmerung nicht bei den Geschlechtszellen, sondern am vegetativen Teil des Nucellus ein. Bei den befruchteten Samenanlagen, in denen schon Embryonen entstanden sind, ist das Nucellargewebe aufgebraucht. Der Embryo liegt in einem Wandbelag vom Endosperm (Fig. 40, 41, 46 u. 53).

Fig. 51. Castanea vulgaris: Eizelle aus Nr. 50 (degenerierende Kerne des Archespors).

Fig. 52. Castanea vulgaris: Samenanlage zur Zeit der Bestäubung.

Fig. 53. Castanea vulgaris: Embryo.

Das Ergebnis der Befunde bei dieser zweiten Gruppe ist also folgendes: Die sichtbare Differenzierung setzt erst nach der Bestäubung ein. In der Zeit zwischen der Bestäubung und der Befruchtung, während welcher der Embryosack erst zur vollständigen Ausbildung gelangt, findet schon die Differenzierung statt. Man muß wohl auch bei den Fagaceen annehmen, daß nur eine Samenanlage überhaupt befruchtungsfähig ist. An den zur Verkümmerung bestimmten Samenanlagen konnten Embryonen niemals beobachtet werden.

Aesculus hippocastanum.

Außer einer Bemerkung in Jönssons „Om embryosäckens utveckling hos Angiospermerna“ liegen für Aesculus überhaupt keine Angaben vor. Dieser Mangel an Beobachtungen an einer so häufigen Pflanze wie Aesculus kann zunächst befremden, wird aber bei den Untersuchungen begreiflich, da die Orientierung der ganz eigentümlich gekrümmten, asymmetrischen Samenanlage zur Erzielung medianer Längsschnitte große Schwierigkeiten macht. Die sechs Samenanlagen des dreifächerigen Fruchtknotens sitzen zu je zwei in einem Fach, meist gegenläufig orientiert. Sie besitzen zwei Integumente. Im Knospenstadium sitzen die Samenanlagen mit dem breiten Funiculus der Plazenta an. Im Lauf der Entwicklung

Fig. 54. Aesculus hippocastanum: Samenanlage einer jungen Blütenknospe.

Fig. 55. Aesculus hippocastanum: Embryosack aus Nr. 54 stärker vergrößert.

Fig. 56. Aesculus hippocastanum: Embryosack einer anderen Samenanlage desselben Fruchtknotens wie Nr. 55.

verbreitert sich der Funiculus zu einem mächtigen Wulst, um den sich die wachsende Samenanlage dicht anlegt. Dabei macht die Samenanlage selbst eine Drehung mit, so daß sie zuletzt asymmetrisch wird.

Die ersten Untersuchungen wurden an jungen Blütenknospen angestellt zu einer Zeit, da die Samenanlagen äußerlich noch vollkommen miteinander übereinstimmten. Der Embryosack war noch auffallend klein im Verhältnis zu dem mächtigen Nucellus. Doch waren die Kernteilungen, die zum Achtkernstadium führen, augenscheinlich schon vollzogen. Von den sechs Samenanlagen eines Fruchtknotens aus einer jungen Blütenknospe aus Fig. 54, 55 und 56 konnte ich nur in dem Embryosack einer einzigen Samenanlage einen normalen Eiapparat feststellen mit einer von einer Membran umgebenen Eizelle und Synergiden (Fig. 56). In einer einzigen anderen Samenanlage waren noch

Fig. 57. Aesculus hippocastanum: Späteres Stadium einer verkümmernden Samenanlage.

Fig. 57a. Aesculus hippocastanum: Eine andere Samenanlage desselben Fruchtknotens wie Nr. 57.

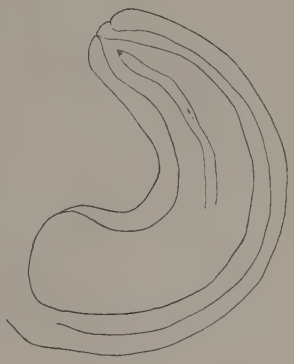


Fig. 58. Aesculus hippocastanum: Späteres Stadium der befruchtungsfähigen Samenanlage.

Fig. 59. Aesculus hippocastanum: Eiapparat aus Nr. 58 stärker vergrößert.

Fig. 60. Aesculus hippocastanum: Verkümmernde Samenanlage zur Zeit der Befruchtung.

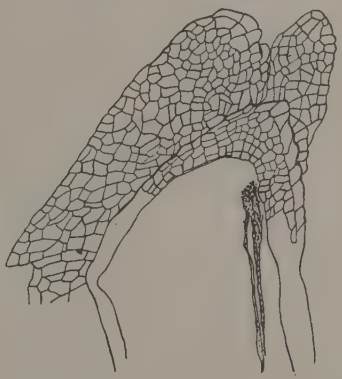


Fig. 61. Oberer Teil der Samenanlage aus Fig. 60.

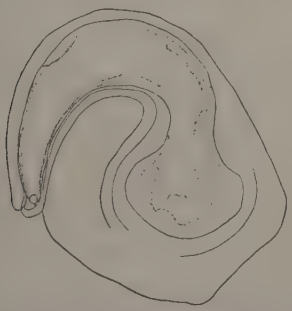


Fig. 62. Befruchtete Samenanlage nach den ersten Teilungen der Eizelle.

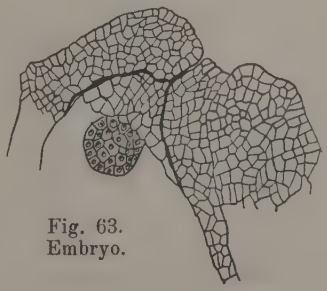


Fig. 63. Embryo.

die Reste der offenbar schon degenerierenden Kerne ohne Membran zu erkennen (Fig. 55). Die übrigen Samenanlagen besaßen keinen normalen Nucellus und boten das in Fig. 57 gegebene Bild dar. Aus späteren Stadien, wenn sich die Blüte geöffnet hat, und während der Zeit der Bestäubung, waren in den zurückbleibenden Samenanlagen nie wieder Spuren des Eiapparates herauszufinden. Der langgestreckte Embryosack der befruchtungsfähigen Samenanlage sah dagegen in bezug auf Kernzahl und Eiapparat durchaus normal aus (Fig. 58 und 59).

In den völlig verkümmerten Samenanlagen ist der Nucellus bis auf einen ganz spärlichen Rest von einigen Plasmakörnchen verschwunden. In der befruchteten Samenanlage (Fig. 62, 63) sitzt der Embryo noch unter einer Nucellusklappe, eingebettet in einen Wandbelag von dichtem, kleinkernigem Endosperm. Bei allen Samenanlagen verschwindet das innere Integument bis auf einen Rest an der Mikropyle.

Acer pseudoplatanus.

Bei den zwei Samenanlagen eines Fruchtknotenfaches von Acer handelt es sich, wie bei Aesculus, um ein sehr frühes Vorauseilen der später allein befruchteten Samenanlage. Die Fig. 66 und 67,

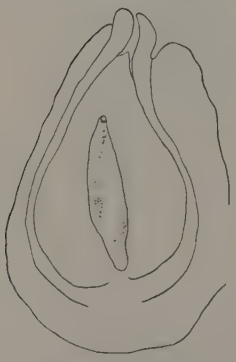


Fig. 64. Acer platanoides: Befruchtete Samenanlage am Zeitpunkt der Befruchtung.

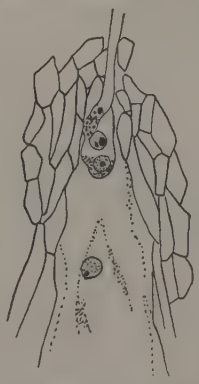


Fig. 65. Acer platanoides: Embryosack aus Nr. 64 stärker vergrößert.

Fig. 66. Acer platanoides: Die Nr. 65 entsprechende, verkümmernde Samenanlage desselben Faches.

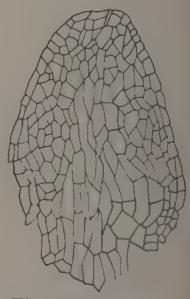


Fig. 67. Acer platanoides: Nucellus aus Nr. 66.

68 und 69, die Samenanlagen eines und desselben Fruchtknotenfaches darstellen und aus einer bereits befruchteten Blüte stammen, zeigen, daß Befruchtung überhaupt nur bei einer Samenanlage möglich ist. An dieser Samenanlage erkennt man auch noch den Pollenschlauch. Der Zeitpunkt des Entwicklungsstillstandes bei der anderen Samenanlage scheint nicht auf einen Punkt schematisch festgelegt zu sein.

In Fig. 69 ist ein häufig beobachteter Fall wiedergegeben, in dem es nicht einmal mehr zur Anlage der Makrosporen gekommen ist. In anderen Samenanlagen war der Embryosack vorhanden, doch erschienen der Eiapparat und die Kerne dann nur rudimentär (Fig. 70).

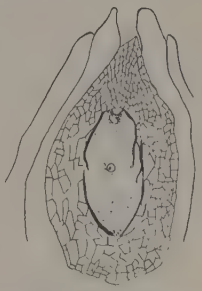


Fig. 68. Acer platanoides: Verkümmernde Samenanlage mit rudimentären Kernen.

Tilia platyphyllos.

Betrachtet man bei Tilia die Stadien, in denen sich die Teilungen des Archespors vollziehen, so lassen sich keine Unterschiede wahrnehmen. Doch sind die Abweichungen der verkümmerten Samenanlagen bereits vorhanden, nachdem die letzte Teilungsphase durchlaufen ist. Man findet dann niemals einen normal aussehenden Eiapparat. Polkerne, auch Antipoden sind vorhanden (Fig. 71). Zur Zeit, da man an einer Samenanlage den Befruchtungsvorgang verfolgen kann, war für gewöhnlich an keiner der übrigen Samenanlagen noch eine Eizelle zu sehen. Nur ein einziges Mal konnte noch ein Kern ohne Zellmembran festgestellt werden. Man muß wohl annehmen, daß bei Tilia die Degeneration einsetzt, wenn die erste von allen zehn Samenanlagen des fünffächerigen Fruchtknotens ihre zum

Fig. 69. Tilia platyphyllos: Eine Samenanlage vor der Befruchtung.

Fig. 70. Tilia platyphyllos: Embryosack von Nr. 69 stärker vergrößert.

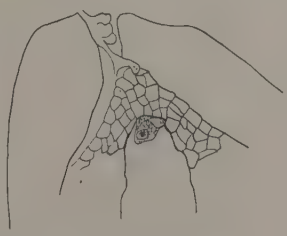


Fig. 71. Tilia platyphyllos: Befruchtungsvorgang.

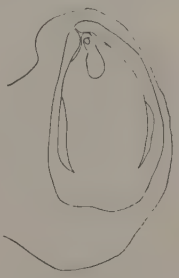


Fig. 72. Tilia platyphyllos: Befruchtete Samenanlage.

fertigen Embryosack führenden, letzten Teilungsstadien gerade durchgemacht hat. Es scheint, als ob die anderen Samenanlagen dann geradezu auf der Stelle sistiert würden. Die Befunde an Tilia dürfen vielleicht nicht in dem Maß wie alle übrigen Untersuchungen als völlig

abgeschlossene Tatsachen hingestellt werden, da die Anzahl der untersuchten Samenanlagen nicht so groß war, wie bei den übrigen Pflanzen.

Fraxinus excelsior.

Um eine ebenso früh eintretende Verkümmerung wie bei Tilia, Aesculus und Acer scheint es sich auch bei den Oleaceen zu handeln.

Fig. 73. Fraxinus excelsior: Befruchtungsfähige Samenanlage einer jungen Blütenknospe.

Fig. 74. Fraxinus excelsior: Embryosack aus Fig. 73 stärker vergrößert.

Fig. 74a. Fraxinus excelsior: Eine der verkümmernden Samenanlagen zu Fig. 75.

Fig. 75. Fraxinus excelsior: Befruchtungsfähige Samenanlage nach der Befruchtung.

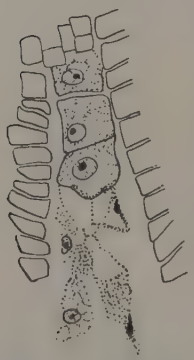


Fig. 75a. Fraxinus excelsior: Embryosack aus Nr. 75 stärker vergrößert.

Als Beispiel wurde Fraxinus excelsior gewählt. Bei Fraxinus verkümmern von den vier Samenanlagen des Fruchtknotens drei. Ein augenfälliger Größenunterschied wurde unmittelbar nach eingetretener Befruchtung bemerkbar. Während des Knospenstadiums konnten aber schon innere Verschiedenheiten festgestellt werden. Fig. 73 zeigt das Übersichtsbild einer Samenanlage aus einer jungen Blütenknospe. Die Samenanlage sitzt an einem auffallend langen Funiculus und besitzt ein Integument. Der Embryosack nimmt nur einen schmalen Platz zwischen dem mächtigen Integument ein und befindet sich augenscheinlich im Vierkernstadium. Die entsprechenden verkümmernden Samenanlagen, von denen eine in Fig. 74 dargestellt ist, enthielt nur einen völlig leeren Schlitz. Auf keiner Entwicklungsstufe konnten je in den drei der Verkümmerung anheimfallenden Samenanlagen Kerne oder Eiapparat entdeckt werden. Fig. 75 zeigt das Stadium des Proembryos. Die gesamte Embryologie ist bereits von Billings (Bei-

träge zur Kenntnis der Samenentwicklung, Flora **88**) 1901, beschrieben worden.

Prunus Padus.

Die ersten Verschiedenheiten traten schon sehr früh an Samenanlagen aus jungen Blütenknospen in die Erscheinung. Die Längsschnitte

Fig. 76. Prunus Padus: Entwicklungsfähige Samenanlage einer jungen Blütenknospe.

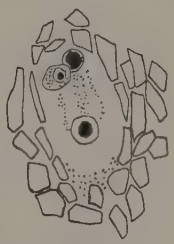


Fig. 76a. Prunus Padus: Embryosack aus Nr. 76 stärker vergrößert.

Fig. 77. Prunus Padus: Verkümmernde Samenanlage desselben Fruchtknotens wie Fig. 76.

Fig. 77a. Prunus Padus: Embryosack aus Nr. 77 stärker vergrößert.

(Fig. 76 und 77) zeigten, daß die Embryosäcke bei beiden Samenanlagen noch zu vollständiger Ausbildung gelangen. Sie sind zwar noch sehr klein und sicher auf diesem Entwicklungsstadium der ersten Differenzierung beide noch nicht reif für die Befruchtung. Die für die Befruchtung auserlesene Samenanlage macht in der Zeit, während welcher sich die

Fig. 78. Prunus Padus: Befruchtungsfähige Samenanlage aus einer Blüte mit geöffneten Antheren.

Fig. 79. Prunus Padus: Die Nr. 78 entsprechende, verkümmernde Samenanlage.

Fig. 80. Prunus Padus: Embryosack aus Nr. 79.

Fig. 81. Prunus Padus: Nucellus aus Nr. 79 stärker vergrößert.

Blüte entfaltet, ein Stadium des Wachstums durch. In den Fig. 78 und 79 sind die beiden zusammengehörenden Samenanlagen einer eben geöffneten Blüte wiedergegeben. Die Antheren dieser Blüten waren schon geöffnet. Zwischen dem in Fig. 76 und 77 wiedergegebenen Stadium

und dem in Fig. 78 und 79 gezeichneten Stadium liegt ein Zeitraum von 9 Tagen. Man sieht, wie die Größenunterschiede zwischen den beiden Samenanlagen zugenommen haben. Der Embryosack der entwicklungsfähigen Samenanlage hat sich auch erweitert. In der verkümmernden Samenanlage sind zwar Embryosack und Kerne noch deutlich vorhanden, doch sind Schrumpfungserscheinungen unverkennbar. Da die Blüten von Prunus Padus protandrisch sind, dauert es nach der Entfaltung der Blütenknospe noch einige Zeit, bis die Samenanlagen befruchtungsfähig werden. Eine befruchtungsfähige Samenanlage weitere 9 Tage später ist in Fig. 81 wiedergegeben. Man sieht, welche bedeutende Größe der Embryosack nun erreicht hat. Die verkümmernde Samenanlage desselben Stadiums ist bereits ganz degeneriert, der Nucellus bis auf einige Plasmaklumpen aufgelöst (Fig. 83).

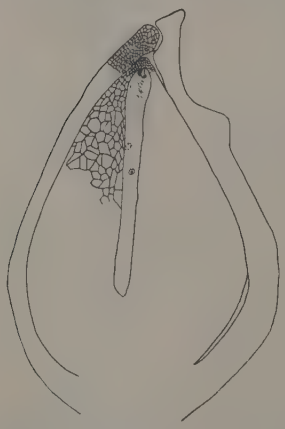


Fig. 82. Prunus Padus: Befruchtungsfähige Samenanlage zur Zeit der Befruchtung.

Bei den Prunoideen ist die Verkümmerung zur Zeit der Befruchtung also schon vollständig vollzogen. Der Eiapparat wird zwar noch völlig ausgebildet, doch wird eine Samenanlage bei der weiteren Entwicklung bevorzugt.

Fig. 83. Prunus Padus: Endstadium der Verkümmerung.

Die Tatsache, auf die Hofmeister hingewiesen hat, daß man nämlich gerade bei Prunoideen gelegentlich zwei befruchtete Samenanlagen in demselben Fruchtknoten findet, steht in keinem Widerspruch zu den Beobachtungen. Man muß auch dann unterscheiden zwischen dem Embryo, der allein einen normalen Samen liefern kann und dem, der aus der zur Verkümmerung bestimmten Samenanlage hervorgegangen ist und nicht weiter zur vollen Entwicklung gelangen kann.

An den Schluß der für die 13 untersuchten Pflanzen einzeln beschriebenen Fälle sei eine tabellarische Übersicht über die gefundenen Ergebnisse gestellt:

	Differenzierung vor der Befruchtung		Differenzierung am Zeitpunkt der Befruchtung	Differenzierung nach der Befruchtung
	alle Sa-Anl. mit normalem Eiapparat	nur eine Sa-Anl. m. norm. Eiapparat		
Betula	+		—	—
Alnus	+		—	—
Corylus	+		—	—
Carpinus	+		—	—
Ostrya	+		—	—
Fagus	+		—	—
Quercus	+		—	—
Castanea	+		—	—
Prunus	+		—	—
Aesculus		+	—	—
Acer		+	—	—
Fraxinus		+	—	—
Tilia		+	—	—

3. Kapitel: Theoretische Folgerungen.

Aus der Tabelle ergibt sich die Möglichkeit, die an den einzelnen Pflanzen angestellten Beobachtungen einmal in ihrer Gesamtheit zu betrachten. Wir finden in allen Fällen, daß die Verkümmerung schon vor der Befruchtung, also unabhängig von ihr und den nach ihr stattfindenden Vorgängen einsetzt. Sie liegt von vornherein in der Natur eines der Entwicklungszustände der Samenanlage. Diese Erkenntnis macht es auch verständlich, daß alle Vorgänge in den verkümmernden Samenanlagen übereinstimmen in bezug auf Zeitpunkt und Reduktionsverlauf. Wir müssen diese Fälle mit den häufig vorkommenden Fällen parallelisieren, wo neben normalen Samenanlagen noch Reste anderer Samenanlagen andeutungsweise im Gynaeceum auftreten. Der Unterschied besteht also nicht, wie man bisher annahm, in der qualitativen Beschaffenheit der völlig ausgebildeten Embryosäcke auf der einen Seite und jenen Rudimenten auf der anderen, sondern nur in dem Grad der Ausbildung, bis zu welchem die Organe noch vorgeschritten sind.

Eine Erklärung der Prädestinierung einer Samenanlage für Verkümmerung oder für Befruchtungsfähigkeit wird aus den der experimentellen Nachforschung zugänglichen Tatsachen allein nicht hervorgehen können. Die mechanischen oder stofflichen Einflüsse, die von außen oder innen in den Entwicklungsgang eingreifen, sind sicher nicht primäre Ursachen. Wie könnten sonst solche Einflüsse auf die eine einzige Samenanlage fördernd, auf die anderen aber hemmend einwirken? Wollte man aber annehmen, daß von der zur Samenentwicklung bestimmten Samenanlage irgendwelche, die anderen Samenanlagen hemmende

Enzyme ausgehen, so müßten diese Enzyme doch erst durch den Entwicklungsprozeß selbst ausgebildet werden. Sie wären also immer schon Folge einer bereits vorauseilenden Entwicklung der fertilen Samenanlage.

Jedenfalls handelt es sich bei der ganzen Erscheinung nicht um ein, menschlichen Begriffen entsprechendes Sparsamkeitsprinzip. Vielmehr läßt sie sich auch in diesem Falle nur aus dem Organisationstypus der ganzen Blüte heraus begreifen. Wir verstehen dann die Befruchtungsuntauglichkeit bestimmter Samenanlagen als etwas durch den gestaltlichen Werdegang der ganzen Blüte Gewordenes, als einen Ausdruck einer in verschiedenen Teilen der Blüte zur Geltung kommenden Reduktionserscheinung. Von den sich auf andere Teile derselben Blüten erstreckenden Reduktionserscheinungen seien einige angeführt:

1. die Unterdrückung der Mittelblüte in den weiblichen Dichasien der Betulaceen,
2. die Unterdrückung eines Geschlechts in den Zwitterblüten bei Fagaceen, Aceraceen, Aesculus, Fraxinus,
3. Staminodialbildungen bei Fagaceen, Aceraceen, Aesculus, Fraxinus[1]),
4. das Verschwinden der Blütenblätter der männlichen Blüten von Betula und Alnus,
5. der Ausfall zweier Blütenblätter bei Fraxinus, Fehlen des Kelches,
6. die gelegentliche Unterdrückung des mittleren der unteren drei Blütenblätter bei Aesculus,
7. Ausfall des Kelches bei Acer.

Hinsichtlich des genauen Zeitpunktes, an dem die Verkümmerung zuerst beobachtet werden kann, lassen sich in den untersuchten Fällen zwei Typen aufstellen:

1. bei allen Samenanlagen geht die Entwicklung bis zur Ausbildung des fertigen Embryosacks. In den frühen Stadien ist keinerlei Unterscheidung zwischen der befruchtungsfähigen und der verkümmernden Samenanlage möglich.
   (In diese Gruppe gehören alle bei den Fagales und Prunoideen beobachteten Fälle.)
2. es kommt nur noch bei einer Samenanlage zur Entwicklung des fertigen Embryosacks.

---

1) Einzelheiten über die im Andröceum der Betulaceen vorgehenden Reduktionserscheinungen sind bisher noch nicht bekannt.

Die diesem Typus folgenden Pflanzen weisen nach v. Wettstein alle untereinander phylogenetische Beziehungen auf:

Columniferae	Terebinthales	
(Tilia)	Acer	Aesculus
Celastrales		
Ligustrales		
(Fraxinus)		

Man könnte den Typ 2 vielleicht als Columniferen-Typ bezeichnen, den Typ 1 als Fagales-Typ. Die Prunoideen würden danach dem ersten Typus folgen, doch sind sie von den Fagales dadurch unterschieden, daß die Verkümmerung schon auf einem viel jüngeren Entwicklungsstadium vollzogen ist. Es ist auffallend, daß die Pflanzen, die systematische Beziehungen zueinander aufweisen, auch demselben Typus folgen. Diese Tatsache zeigt noch einmal, daß die Verkümmerungen nicht durch irgendwelche, durch die Umwelt bedingte physiologische Prozesse hervorgerufen werden.

Die Zusammenfassung einzelner Reduktionserscheinungen zu einem, den gesamten Habitus der Pflanze bestimmenden Gestaltungsprinzip hat zu einer neuen Auffassung der heute gegebenen Formen geführt. Es sei daher zum Schluß noch die Frage gestreift, inwiefern die in der vorliegenden Arbeit gesammelten Erkenntnisse zu den Gesichtspunkten passen, die heute für die Systematik maßgebend geworden sind. Im besonderen soll hier noch kurz eingegangen werden auf die Streitfrage, an welcher Stelle des Systems die Monochlamydeen einzuordnen sind.

Die ältere Systematik stellte die Monochlamydeen an den Anfang des Angiospermenzweiges und sah in ihr Pflanzen primitiven Charakters. Als stärkste Beweise primitiver Merkmale wurden angeführt:

1. Vorherrschen von Holzpflanzen, Fehlen von Holzfasern im Xylem,
2. die Eingeschlechtigkeit der Blüten,
3. Fehlen, bzw. einfacher Bau des Perianths,
4. Anemophilie,
5. Endotropisches Wachstum des Pollenschlauches,
6. Stellung der Staubblätter über den Perianthblättern,
7. Leitbündel im Integument,
8. Mehrzelligkeit des Archespors,
9. Krassinucellare Samenanlagen,
10. die späte Entstehung und Reife der Samenanlagen in der Ontogenese.

Den stärksten Beweis unter den angeführten Eigentümlichkeiten konnte wohl die von Treub entdeckte und von Nawaschin eingehend analysierte Chalazogamie bilden. Nawaschin erblickte in der Unfähigkeit des Pollenschlauches, frei durch den Mikropylenhohlraum zu wachsen, eine von den Befruchtungsverhältnissen bei den Gymnospermen her abzuleitende Eigenart. In den seit seinen Untersuchungen verflossenen Jahren hat sich die Auffassung von Nawaschin nicht bestätigt gefunden, und heute betrachtet man die Monochlamydeen als stark abgeleitete Formen. Zur Widerlegung der älteren Auffassung führt man an:

1. ihr geologisches Alter,
2. ihre geographische Verbreitung,
3. daß die eingeschlechtigen Blüten durch Reduktion aus zwittrigen Blüten entstanden sind,
4. daß das fehlende Perianth durch Unterdrückung erst sekundär ausgefallen ist,
5. daß die Anemophilie von Insektenblütigkeit abgeleitet gedacht werden kann,
6. daß Mehrzelligkeit des Archespors auch in ganz anderen Gruppen mit zweifellos abgeleiteten Charaktermerkmalen vorhanden ist (Rosales, Umbelliferen, Compositen u. a.),
7. daß die Leitbündel in den Integumenten als Fortbildungen gedacht werden können der Gefäße, die in der Chalaza endigen,
8. daß das endotropische Wachstum des Pollenschlauches, seit es auch an stark abgeleiteten Formen bekannt geworden ist, aufgefaßt werden kann als eine, erst sekundär erworbene Eigentümlichkeit.

In bezug auf die angeführten, anatomischen Merkmale fehlt es noch an vergleichenden Untersuchungen, um die Entscheidung, ob es sich um primitiven oder abgeleiteten Bau handelt, endgültig zu sichern. Aber die in der vorliegenden Arbeit gewonnene Erkenntnis von der planmäßig eintretenden Reduktion im Gynaeceum kann vielleicht die neuere Auffassung von der systematischen Stellung der Monochlamydeen stützen.

Zusammenfassung.

I. Die bei einigen Pflanzen regelmäßig eintretende Erscheinung, daß bestimmte Samenanlagen des Fruchtknotens verkümmern, tritt in allen Fällen unabhängig von äußeren Einflüssen auf einer bestimmten, frühen Stufe der Embryosackentwicklung ein.

II. Die Verkümmerung läuft parallel mit anderen, den morphologischen Typus derselben Blüten bedingenden Reduktionserscheinungen.

III. Die Verkümmerung nimmt innerhalb derselben systematisch zusammengehörenden Formenkreise einen charakteristischen Verlauf.

Die vorliegenden Untersuchungen wurden im Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München in der Zeit vom 15. April bis 15. Oktober 1928 ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat Professor Dr. K. von Goebel möchte ich auch an dieser Stelle für die Anregung zu dieser Arbeit und für sein dauerndes, anspornendes Interesse meinen aufrichtigsten Dank aussprechen.

Außerdem danke ich auch Herrn Professor Dr. A. Mitterer aus Brixen und allen anderen, die mir bei der Beschaffung des auswärtigen Materials geholfen haben.

Verzeichnis der benutzten Literatur.

Benson, M. 1894. Contributions to the embryology of the Amentiferae (Transact. of the Linnean Soc. London, ser. II, vol. 3).

—, Sanday, E. u. Berridge, E. 1906. Contributions to the embryology of the Amentiferae (II. Transact. Linn. Soc. London, 2nd ser. VII, part. 3).

Billings, F. H. 1901. Beiträge zur Kenntnis der Samenentwicklung. Flora Bd. 88.

Hofmeister, W. 1849. Die Entstehung des Embryos der Phanerogamen.

Nawaschin, S. 1894. Über die gemeine Birke (Mem. de l'Acad. de Sc. de St. Petersbourg, VIIieme ser., T. 42).

— 1899. Zur Entwicklungsgeschichte der Chalazogamen. Corylus Avellana. (Bull. de l'Acad. imp. de Sc. de St. Petersbourg, T. 10.)

Jönsson, B. 1879. Om embryosäckens utveckling hos Angiospermernas (Lunds univ. arsskrift, Bd. 10).

Wolpert, J. 1910. Vergleichende Anatomie und Entwicklungsgeschichte von Alnus alnobetula und Betula (Flora, Bd. 100).

Blütenökologische Untersuchungen an Bryonia dioica Jacq.

Von **Hans Kugler** (Dresden).

Mit 7 Abbildungen im Text.

Einführung.

Die blütenbiologische Betrachtungsweise des vergangenen und des Anfangs dieses Jahrhunderts ist vielfach in Spekulationen ausgeartet, die einer sachlichen Kritik nicht standzuhalten vermochten. Den „Ergebnissen" der damaligen blütenbiologischen Forschung kann zum Teil nur die Bedeutung von Arbeitshypothesen beigemessen werden. Heß, Frisch [3, 4, 5], Kühn [10, 11, 12, 13] und andere legten durch ihre sinnesphysiologischen Untersuchungen die Grundlagen von zoologischer Seite. Auf botanischer Seite ist es das Verdienst Knolls [7], den Hauptproblemen der Blütenökologie mit zeitgemäßer Fragestellung entgegengetreten zu sein. Durch seine umfangreichen Untersuchungen konnte er für einen Teil alter Probleme den experimentellen Beleg, den die Blütenbiologie über hundert Jahre schuldig war, erbringen. Viele Fragen sind noch in Dunkel gehüllt. Sie können nur durch umfangreiche Einzelanalysen der Wechselbeziehungen zwischen den betreffenden Blumen und den sie besuchenden Insekten einer Lösung entgegengeführt werden.

Die blütenökologischen Verhältnisse der Zaunrübe, Bryonia dioica, erschienen den älteren Blütenbiologen in mehrfacher Hinsicht besonders rätselhaft. So schreibt Kerner [6] in seinem „Pflanzenleben" (2. Aufl., S. 186): „Die Blüten, zumal die Fruchtblüten, sind aber sehr unscheinbar; sie sind zwischen dem Laube halb verborgen, von grünlicher Farbe und schwachem Geruche. Viele Insekten fliegen an ihnen vorbei, ohne sie zu beachten, nur ein Hautflügler, nämlich Andrena florea, besucht sie und weiß sie an dem abgelegensten Standorte aufzuspüren, was kaum anders erklärt werden kann als dadurch, daß ein von den Blüten der Zaunrübe ausgeschiedener Duft zwar von dem genannten Hautflügler, nicht aber auch von anderen Insekten wahrgenommen wird".

Sprengel [16] legt dem Größenunterschied zwischen männlichen und weiblichen Blüten der Bryonia eine besondere Bedeutung bei: „Ich habe schon bei Valeriana gesagt, daß diese Blumen Saftblumen sind,

und die männlichen deswegen weit größer sind als die weiblichen, damit die Insekten zuerst auf die männlichen, und, nachdem sie dieselben ausgeleert, zugleich aber den Staub von den Antheren abgestreift haben, mit diesem Staube beladen, auf die weiblichen sich begeben und denselben wieder an das Stigma anstreifen".

„Beiderlei Blumen haben zwar keinen Geruch, aber ein Saftmal. Ihre Krone ist blaß grünlichgelb und grün geadert (Fig. 1). Diese Adern laufen nach dem Grunde des Kelches zu, zeigen also den Insekten, daß dort Saft befindlich sei."

Fig. 1. Zu Versuchsprotokoll 8.

Die Sprengelschen Angaben sind für Bryonia alba gemacht. Doch sind die Blüten dieser Pflanze denen von Bryonia dioica so ähnlich, daß obige Sätze von Müller [15] und Knuth [8] ohne weiteres auf Bryonia dioica übernommen worden sind.

Aufgabe der vorliegenden Arbeit soll es nun sein, festzustellen, wieweit auf experimentellem Wege eine Bestätigung der obigen Annahmen erbracht werden kann. Sie wurde im Sommer 1928 während meiner Assistentenzeit am Botanischen Institut der Universität Gießen angefertigt[1]).

A. Allgemeines.

Die Blüten von Bryonia dioica stehen zu wenigblütigen Infloreszenzen angeordnet. Der Kronendurchmesser männlicher Blüten beträgt 16—20 mm, der weiblicher nur 7—10 mm. Männliche Blüten sind also etwa doppelt so groß (linear gemessen) als die weiblichen. In der Literatur wird die Blütenfarbe gewöhnlich als grün bezeichnet. Zur genaueren Analyse will ich die einzelnen Farbtöne mit den „Farb-

1) Meinem damaligen Chef, Herrn Prof. Dr. E. Küster, bin ich für die Überlassung von Institutsmitteln, sowie der Gewährung mancher dienstfreien Stunde, die ich so am Versuchsplatz verbringen konnte, zu Dank verpflichtet.

papieren zur Heringschen Farbentheorie" vergleichen, die ich im Anschluß an Frisch und Knoll[1]) bei meinen Versuchen viel benützt habe. Die Kronen männlicher Blüten sind am Außenrande (freie Teile der Kronblätter) leuchtend weiß (H. P. 17). Sie werden von ungefähr fünf radial verlaufenden Nerven durchzogen. Die Mitte selbst ist goldgelb bis grün. Das Grün der Nerven und der Kronenmitte stimmt überein. Nur sind die Nerven satter. Die Farbe entspricht H. P. 7. Über der Mitte liegen die Antheren. Im Zustand der Anthese heben sie sich leuchtend von der Krone ab. Ihr Gelb kommt dem von H. P. 4 nahe, nähert sich aber mit fortschreitender Blütezeit dem von H. P. 5. Die weiße Farbe der Kronblätter wird durch das Mesophyll bedingt, dessen unregelmäßig gestaltete Zellen sehr große Interzellularräume zwischen sich lassen. Die unmittelbar unter der oberen Epidermis liegenden Zellen sind chlorophyllfrei. Gegen die untere Epidermis zu tritt in ihnen ein geringer Chlorophyllgehalt auf. So erscheint die Krone auch nach Infiltration mit Petroläther grünlich. Das Mesophyll wäre demnach seiner Funktion als Tapetum im Sinne Exners [2] zu bezeichnen. Die Leitbündel werden von einem Mantel chlorophyllreicher, dicht aneinanderschließender Zellen umgeben, die die grüne Aderung bedingen. Die Epidermis trägt neben anderen auch in großer Zahl lange, vielzellige keulenförmige Haare. Die Kronen der weiblichen Blüten weisen einen grünlicheren Farbton auf, der ungefähr dem von H. P. 6 entspricht. Das Weiß des Kronenrandes, das das Leuchtende der männlichen Blüten bedingt, fehlt. Jedes Kronblatt zeigt, wie bei den männlichen Blüten, fünf radial verlaufende dunklere Nerven. Die Blütenmitte wird von den Griffeln mit ihren großen, dreiteiligen Narben eingenommen. Daneben finden sich oft (nicht immer) noch Staubblattrudimente. Am Grunde der Blüte liegt das nektarabsondernde Gewebe. Bei den männlichen Blüten wird es durch das Androeceum vollständig verdeckt. Nur vier enge Eingänge bleiben frei, drei zwischen je zwei Staubblättern bzw. Staubblattpaaren und einer in der Mitte des Androeceums. Alle vier werden von den Besuchern zur Einführung des Rüssels benutzt. Unterhalb der Antheren finden sich allenthalben lange Haare. Durch sie und die Staubblätter wird auf die Blüte tropfendes Wasser dem Nektarium ferngehalten, was sich leicht im Versuch zeigen läßt.

Die Pollenkörner sind länglich, brotlaibchenförmig. Oberflächenverdickungen, wie sie sich häufig bei Insektenblütlern finden, fehlen

1) Knoll, a. a. O. S. 137.

ihnen. Doch kleben sie fast stets zu mehreren aneinander, ohne daß Viscinfäden oder ähnliches sichtbar wären. In Aq. dest. und Regenwasser tritt Plasmoptyse ein. Bei der aufrechten Orientierung der Blüten wird dementsprechend bei jedem Regen der Pollen der geöffneten Antheren zerstört. Daß damit der „Schutz des Saftes gegen den Regen", von dem Sprengel spricht, bedeutungslos und damit überflüssig ist, ist klar. Am Rande der Theken sitzen große pralle Kugeln, die in ein Haar auslaufen. Ihr Inhalt ist klebrig.

In den weiblichen Blüten wird das Nektarpolster von den Griffelästen in ähnlicher Weise wie in den männlichen überdeckt.

Im Gegensatz zu den Angaben der Literatur (Kerner, Knuth [8]) wurden die von mir beobachteten Bryoniapflanzen durchwegs von der Honigbiene besucht und bestäubt. Zuweilen stellte sich auch eine Anthrena ein, doch war ihr Besuch so spärlich, daß ein Experimentieren mit ihr unmöglich schien. So führte ich meine Untersuchungen mit Apis mellifica aus, über deren Sinnesphysiologie wir ja durch die Untersuchungen von Frisch und Kühn in weitgehendem Grade orientiert sind.

B. Experimenteller Teil.

Der Versuchsplatz war eine Eichenhecke, die einem Sträßchen entlang führte und an mehreren Stellen von einem Flechtwerk der Bryonia dioica überzogen war. Die männlichen Pflanzen bedeckten stets größere Flächen mit einem dichten, dem menschlichen Auge aus der umliegenden dunkelgrünen Umgebung hell und deutlich leuchtenden Blütenteppich (s. Kerner oben), während weibliche Pflanzen (am Versuchsplatz nie mit männlichen zusammen) erst in 9 m Entfernung in bescheidener und wenig auffälliger Entwicklung vorhanden waren. So wurden auch die männlichen Blüten stets von einer großen Besucherzahl umschwärmt, während sich bei den weiblichen Pflanzen nur vereinzelt Bienen einstellten, die sich auf dem Wege zu oder von den männlichen Pflanzen befanden. Auf dieser Hecke wurde der jeweilige Versuchsort mehrfach gewechselt. Der gegenseitige Abstand der Versuchsplätze betrug etwa 2—4 m, einer dagegen lag in einer Entfernung von 120 m. Irgendwelche durch den Wechsel der Versuchsorte bedingte Versuchsdifferenzen wurden nicht bekannt, zumal die Bienen auch an dem entfernter gelegenen Platz aus dem gleichen Stocke stammten und das optische Bild der Versuchsplätze infolge der kurzen Dauer einer Einzelblüte stark variierte. Damit fällt zugleich der Einwand einer Ortsdressur auf eine Einzelblüte hinweg. Der Bienenstock, dem die Versuchstiere angehörten,

lag etwa 7 m westlich der Hecke, ungefähr in der Mitte zwischen den entferntesten Versuchsplätzen.

Die Analyse der bei einem Blütenbesuch in weiterem Sinne vollzogenen Bewegungserscheinungen der Besucher läßt deutlich zwei von Knoll bereits als Anflug und Besuch bezeichnete Stadien erkennen, die hier in der Knollschen Definition übernommen seien (S. 49): „Unter Anflug verstehe ich jede Annäherung eines fliegenden Tieres an eine Blume (bis in deren unmittelbare Nähe), ohne Rücksicht darauf, ob das Tier die Blüte dabei berührt oder nicht. Wenn sich aber ein Tier nach dem Anfluge noch an oder in einer Blüte irgend etwas zu schaffen macht und bei ihr länger oder kürzer verweilt, dann spreche ich vom Besuch der Blüte. Der Anflug ist somit eine der Voraussetzungen für den Besuch durch fliegende Tiere. Bei solchen Besuchen kann die Bestäubung vermittelt werden, doch gehört dieser für die Blüte wichtige Erfolg nicht zu meiner Fassung des Begriffes Besuch."

Bei der Beurteilung der Ergebnisse ist zu beachten, daß es sich bei den Versuchstieren um Bienen handelte, die schon an die Bryoniablüten „natürlich gebunden" waren, also um „Sammlerinnen"[1]) und nicht um solche, die von den Blüten „angelockt" zum ersten Male Bryonia besuchten oder um „Sucherinnen". Den Lockmitteln kommt in diesem Zusammenhang nur die Bedeutung von Merkzeichen zu, d. h. früheren Besuchern, wenn auch nicht der betreffenden Pflanze, so doch der gleichen Art, ein Kennzeichen einer bestimmten und gesuchten Nahrungsquelle zu sein. Wieweit sie aber imstande sind auf noch unbeeinflußte Tiere, Sucherinnen im Sinne einer „Anlockung", wie sich das die älteren Blütenbiologen gedacht haben, zu wirken, darüber liegen keine Untersuchungen vor.

I. Anflug auf die Bryoniablüten.

Die blühende Bryoniahecke hebt sich dem menschlichen Auge schon auf größere Entfernung, ohne daß noch Einzelheiten erkennbar wären, aus dem umliegenden Grün durch die helle, strahlende Farbe heraus. Ob bei den Besuchern ein ähnlicher Effekt vorliegt, hängt von ihrem Fernsehvermögen und der Größe ihres Gesichtsfeldes ab. Da ich darüber keine Versuche angestellt habe, soll unsere Besuchsanalyse mit dem Moment beginnen, wo ankommende Bienen einen deutlich gerichteten Anflug auf einen Blütenstand oder eine Einzelblüte ausführen. Dabei sollen die Eigenschaften der Blüte, die die Besucher zum Anflug er-

1) Nach Frisch (5).

regen, damit also blütenökologisch von Bedeutung sind, bekannt werden. Eine Analyse der Blütenfernwirkungen (chemische-optische) soll darüber Aufschluß geben.

Chemische Fernwirkung.

Zur Ausschaltung der von Kerner angenommenen Duftwirkung wurden mehrere männliche Blüten in ein sauber gereinigtes[1]) Präparatengläschen (Länge 5,5 cm, Durchmesser 2,5 cm) so gebracht, daß eine voll entfaltete Blüte mit ihrer Oberseite der Gläschenwand anlag. Das Gläschen wurde in horizontaler Lage in einer Bryoniahecke befestigt und mit einem Kork verschlossen. Ein anderes Gläschen mit derselben Blütenanordnung war senkrecht aufgestellt und auf der Unterseite nur lose mit Bryoniablättern verstopft (um die Blüten in ihrer bestimmten Lage zu erhalten). In einem dritten Versuche wurden weibliche Blüten verwendet. Das Gläschen stand senkrecht und war unterseits nicht verschlossen. Die Versuche fanden zeitlich und örtlich getrennt statt. In all diesen Fällen flogen Bienen zwischen den Anflügen auf freistehende Blüten auch direkt auf die unter Glas befindlichen Blüten zu. Nie dagegen wurden andere Stellen des Gläschens, etwa stark reflektierende, oder die Öffnung (Möglichkeit eines Duftgefälles!) angeflogen. Während mehrerer Anflüge blieben die Bienen vor einer unter Glas befindlichen Blüte schweben. In einer anderen Versuchsanordnung wurde eine männliche Blüte mit einem sorgfältig geputzten Deckgläschen 18×18 mm bedeckt. Die Bienen beflogen die Mitte des Deckgläschens (mit der darunter gelegenen Blütenmitte) und nicht etwa den Rand des Deckgläschens, wo Duftstoffe diffundieren müßten.

Protokoll 1: 2. VII. 15^{58}—16^{18} Uhr.

Von 6 Blüten (1, 2, 3, 4, 5, 6) war eine (4) mit einem Deckgläschen bedeckt.

Blüte	1	erhielt	11[2])	Besuche,	0	Anflüge[3])
„	2	„	2	„	0	„
„	3	„	4	„	1	„
„	4	„	0	„	4	„
„	5	„	4	„	0	„
„	6	„	3	„	0	„

1) Um Versuchsfehler nach Möglichkeit auszuschalten, muß peinliche Sauberkeit herrschen. Glasutensilien habe ich stets längere Zeit in Aqua dest. gespült und, soweit es möglich war, kürzere Zeit vor dem Versuche ausgeglüht bzw. in der Flamme erhitzt. Sie wurden mit den Fingern nicht berührt.

2) Der starke Besuch von Blüte 1 war in deren Lage an der Hecke begründet.

3) Wenn im folgenden kurzweg von „Anflug" die Rede ist, so soll darunter „Anflug ohne darauffolgenden Besuch" verstanden sein.

Weiterhin wurden Bryoniablüten durch Eintauchen in geschmolzenes Paraffin mit einer Paraffinschicht überzogen. Dadurch sollte das Ausstrahlen von Bryoniaduftstoffen verhindert werden oder durch „Paraffinduftstoffe" ersetzt werden. Form und Farbe war durch den Eingriff nur wenig geändert. Von unversehrten Blüten unterschieden sie sich optisch (dem menschlichen Auge) nur durch einen matten Paraffinglanz. Solche Blüten wurden, unter echte Blüten gebracht, normal angeflogen (nicht besucht). Andere Paraffinblüten, die 18 Stunden vor Versuchsbeginn hergestellt waren, hatten bis Versuchsbeginn zum Teil eine gelbbräunliche Farbe angenommen. Doch wurden auch sie angeflogen. Der Versuchsplatz wies 11 Blüten auf. 4 davon waren paraffiniert. Es stellten sich in der Zeit von 12^{57} bis 13^{39} Uhr (12. VII.) 35 Bienen ein, die insgesamt 65 Besuche + Anflüge auf die 11 Blüten ausführten. 11 Anflüge davon galten Versuchsblüten.

Aus den angeführten Versuchen geht deutlich hervor, daß Blütenduftstoffe beim Anflug der Honigbiene auf Bryona dioica-Blüten keine bedingende Rolle spielen können (vgl. Andreae [1], S. 455).

Optische Wirkung.

Zur Untersuchung der Farbwirkung auf den Anflug der Honigbiene wurden fünfstrahlige Papiersterne ausgeschnitten, deren Durchmesser (18 mm) etwa dem der männlichen Bryoniablüten entsprach. Sie erhielten mittels Farbstifte eine den echten Blüten möglichst getreue Farbe und Zeichnung. Diese „künstlichen Kronen" wurden an ihrer Rückseite an Drähten befestigt und in die Bryoniahecke zwischen natürliche Blüten gebracht. Ein Teil der künstlichen Kronen erhielt mittels eines Klebstoffes ein Deckgläschen vorgesetzt, um eine eventuelle Duftwirkung feststellen zu können. Eine störende Wirkung des Klebstoffes auf den chemischen Sinn der Besucher hätte sich in der gleichen Weise, wie eine solche der künstlichen Krone überhaupt, zeigen müssen. Bei positiver Wirkung auf den Anflug hätten die Bienen dem Rande des Deckgläschens und nicht der Mitte zufliegen müssen. Diese künstlichen Kronen wurden sowohl mit als auch ohne Deckgläschen angeflogen. In zwei Fällen fand auch eine Berührung der Krone durch die Bienen statt. Nach verschiedenen anderen Versuchen, die hier übergangen seien, benutzte ich zu meinen künstlichen Kronen die Farbpapiere zur Heringschen Farbentheorie[1]). Die Befestigung des Drahtes an der Krone war

1) Knoll hat sich der Mühe unterzogen, diese Papiere genau optisch zu analysieren. Näheres bei Knoll, S. 173ff. Proben dieser Papiere bei v. Frisch [3].

diesmal etwas anders, indem der Draht durch zwei Löcher der Papierkrone durchgezogen war. Es war so auf der farbigen Seite in der Mitte ein Stück des Drahtes sichtbar. Doch konnte in Versuchen festgestellt werden, daß sich die Versuchstiere diesen Kronen gegenüber ebenso benahmen als solchen ohne sichtbaren Draht. Die verwendeten Farben waren folgende:

1. rot, 2. gelblichrot, 3. rotgelb (orange), 4. rötlichgelb (goldgelb), 5. gelb, 6. grünlichgelb, 7. gelbgrün, 8. gelblichgrün, 9. grün, 10. bläulichgrün, 11. blaugrün, 12. blau, 13. blau, 14. rötlichblau (violett), 15. blaurot (purpur), 16. bläulichrot, 17. weiß, 18. schwarz.

Die Farbversuche wurden in drei Teilen ausgeführt.

Auf einem ca. 50×50 cm großen Platz einer Bryoniahecke kamen 14 künstliche Kronen zwischen den natürlichen Blüten zur Befestigung. Die Anordnung war derart, daß eine künstliche Krone mindestens ca. 6 cm Abstand von der nächsten echten Blüte hatte, um Täuschungen bei der Festlegung der Anflugsrichtung auszuschalten. Je zwei künstliche Kronen waren aus demselben Farbpapier geschnitten (im Protokoll z. B. als 8 und 8a bezeichnet).

Versuchsprotokoll 2: 22. VII. 10—11 Uhr.
Wetter: bedeckt, selten kurz-sonnig, manchmal trübe, Wind.

Biene	1: 16 ×[1]	Biene	19: 4a 5a
„	2: × 4 ×	„	20: 4a 5a
„	3: 3 8a 4a/[2]	„	21: × × × 4
„	4: 5 3 ×	„	22: × 8a /
„	5: 8 8 5	„	23: × × 5 × × 4 5a
„	6: 4a 4a 16a	„	24: 8 5a
„	7: 4a 4a 5a	„	25: 5a 4a
„	8: 8 8 5	„	26: 4 8a
„	9: 5	„	27: 4 3a ×
„	10: 5 ×	„	28: 8 4 ×
„	11: 4	„	29: × 16a /
„	12: 5 15 × 4 ×× // 4 × 3 × 4	„	30: × 3
„	13: 4 ×	„	31: 8a
„	14: 4 ×	„	32: 5 8a
„	15: 5a 4a 16a 4	„	33: 5
„	16: 4a × 13	„	34: 8a 4
„	17: 4 15a 8 3a × 5a	„	35: 5
„	18: 15 5	„	36: 5a 4a

Die Zahlen bedeuten die Nummern der Farbpapiere, aus denen die Kronen geschnitten waren.

---

1) × = Besuch einer echten Blüte.
2) / = Anflug auf eine echte Blüte.

Aus dem Versuchsprotokoll gehen folgende Ergebnisse hervor:

Hering-Papier	3 (rotgelb)	wurde	6×	angeflogen
„	4 (rötl.-gelb)	„	26×	„
„	5 (gelb)	„	20×	„
„	8 (gelbl.-grün)	„	13×	„
„	13 (blau)	„	1×	„
„	15 (blaurot)	„	3×	„
„	16 (bläul.-rot)	„	4×	„

Nach Beendigung des Versuches wurden die künstlichen Kronen entfernt und 12 neue Kronen aufgestellt, von denen wieder jeweils zwei gleiche Farbe zeigten.

Versuchsprotokoll 3: 22. VII. 11^{15}—12^{35} Uhr.

Wetter: bedeckt, nur von Zeit zu Zeit schwach sonnig; Wind.

Biene 1: 9 17
„ 2: 9a 6a 11
„ 3: 6a 11a
„ 4: ×6
„ 5: 9 11×
„ 6: 11×
„ 7: 11a 17a ×
„ 8: 11×
„ 9: ×
„ 10: 17a 6a 17
„ 11: × 17 6a ×
„ 12: × 17 6a
„ 13: × 17
„ 14: × 6a
„ 15: 6a 17
„ 16: 6a × ×
„ 17: × 11 × ×
„ 18: × 17 9a × 6a ×
„ 19: × 9a 6a 17a ×
„ 20: × 17 ×
„ 21: × 6××

Biene 22: × 17 ×
„ 23: × 6a 17a ×
„ 24: × 6 ×
„ 25: × 6 × // × × ×
„ 26: 9a 6a ×
„ 27: × 9a ×
„ 28: × 17a // ×
„ 29: × 17 ×
„ 30: × 6
„ 31: 6 ×
„ 32: × 6a ×
„ 33: × × 6 × — × 6a 17a
„ 34: × 9 // ×
„ 35: × × 17 ×
„ 36: × 17 6a
„ 37: × 9 / ×
„ 38: × 9a ×
„ 39: × 9 ×
„ 40: × 6 ×
„ 41: × 6 9a 6a 17a ×
„ 42: × 6 9a

Zeichenerklärung wie Protokoll 2.

Ergebnis:

Hering-Papier	2 (gelbl.-rot)	wurde	0×	angeflogen
„	6 (grünl.-gelb)	„	26×	„
„	9 (grün)	„	13×	„
„	11 (blaugrün)	„	7×	„
„	14 (rötl.-blau)	„	1×	„
„	17 (weiß)	„	19×	„

Die letzte Farbgruppe kam an einem anderen Versuchsplatz zur Aufstellung. Die Größe des Versuchsfeldes betrug 30×40 cm. Außer

den bezeichneten Farbkronen wurden je zwei Kronen aus den Papieren 10 und 20 der Heringschen Grau-Serie aufgesetzt (**10** und **10**a).

Protokoll 4: 22. VII. 15^{06}—16 Uhr.

Wetter: sonnig, heiß, schwacher Wind.

Biene 1: × 7a ×	Biene 10: × 7a ×
„ 2: / 7 × 7a ×	„ 11: × 7 ×
„ 3: × 7a / ×	„ 12: 7 × ×
„ 4: × 7a ×	„ 13: × 7a ×
„ 5: 7 ×	„ 14: 7 // ×
„ 6: 7a ×	„ 15: × 7
„ 7: 7a × 7a	„ 16: 7a
„ 8: 7a ×	„ 17: × 7 ×
„ 9: × 7a ×	

Ergebnis:

Hering-Papier	1 (rot)	wurde	0× angeflogen
„	7 (gelbgrün)	„	19× „
„	10 (bläul.-grün)	„	0× „
„	12 (blau)	„	0× „
„	18 (schwarz)	„	0× „
„	**10** (grau, hell)	„	0× „
„	**20** (grau, dunkler)	„	0× „

Die Versuche zeigen, daß die oben geschilderten Papierkronen der Weiß-, Gelb- und Grüngruppe, also der Farbgruppen, die in den Bryoniablüten selbst auch vertreten sind, den Anflug der Honigbienen hervorrufen können.

Im Anschluß daran sei eine Annahme Knuths besprochen [9], die den Bryoniablüten die Eigenschaft, Ultraviolett zu reflektieren, zuschreibt. Seit wir durch die Untersuchungen von Kühn wissen, daß Bienen auf die Quecksilberspektrallinie 313 $\mu\mu$ dressierbar sind, also ultraviolettes Licht sehen, ist die Annahme, daß Ultraviolett-Reflexion an Kronen auf Anflug und Besuch einen Einfluß haben könnte, sehr in den Bereich des Möglichen getreten. In der Tat konnten Richtmyer und Lutz [14] zeigen, daß manche, besonders gelbgefärbte Kronen, Ultraviolett reflektieren. Knuth kam damals zu obiger Annahme auf Grund photographischer Aufnahmen von Bryonia- und weißen Phloxblüten. Er beobachtete, daß die Ränder der Bryoniablüten, wie die von Sicyos angulata L., die photographische Platte ebenso intensiv schwärzten wie die weißen Phloxblüten. Da die Bryoniablüten grünlich sind, ihre Helligkeit weit hinter der der Phloxblüten zurücksteht, mußte die gleichmäßige Schwärzung durch die beiden Blüten auf einer uns unsichtbaren Strahlung beruhen. Nach Ausscheiden von Ultrarot blieb nur Ultra-

violett zurück. Ich habe den gleichen Versuch mit demselben Ergebnis wiederholt. Das Objektiv (Zeiss-Tessar 6,3; F = 13,5 cm), das dabei Verwendung fand, ist nach Angabe der Zeiss-Werke gut durchlässig bis 320 $\mu\mu$. Von 320 $\mu\mu$ nimmt die Absorption plötzlich stark zu, so daß Wellen von 315 $\mu\mu$ bereits kaum mehr durchgehen. Als Platten benutzte ich Hauff-Ultrarapid, die innerhalb dieses Wellenbereiches gut empfindlich sind. Im Gegensatz zu Knuth habe ich dieses Ergebnis auch erwartet; denn die subjektive Beobachtung der Bryoniablütenfarben zeigte mir am Rande der männlichen Kronen ein Weiß, das sich von dem der Phloxblüten kaum unterschied. Wenn Knuth (und dgl. Kerner) von grünlichen Blüten sprechen, so meinen sie damit die Gesamtwirkung der Blüten, die aus dem weißen Rand und der grünen Mitte hervorgeht. Auf der photographischen Platte wirkt dagegen nur der weiße Rand, nicht dagegen die übrige Blüte stark schwärzend. Der gleiche Fehler liegt auch seiner Helligkeitsbestimmung zugrunde, die für den Gesamteindruck, nicht aber für den Rand der Krone ausgeführt wurde.

Zur näheren Untersuchung benutzte ich nicht die von Lutz verwendete spektrographische Methode, sondern ich photographierte die von Blüten reflektierte ultraviolette Strahlung (bis 315 $\mu\mu$). Diese Methode hat den Vorzug, daß dabei keine abstrakten Zahlenwerte ermittelt werden, sondern daß direkt das „Ultraviolettbild" der betreffenden Krone zur Abbildung kommt. Dabei erwies sich folgende Versuchsanordnung als brauchbar. Die betreffenden Blüten wurden mittels des Beleuchtungsapparates eines Fluoreszenzmikroskopes von C. Zeiss bestrahlt. Das Licht entstammt einer Bogenlampe, deren Dochtkohlen eine ultravioletteiche Strahlung erzeugen. Es passiert zuerst ein Quarzlinsensystem, geht durch eine Kupfersulfatlösung, anschließend nochmals durch eine Quarzlinse hindurch und gelangt so auf die Objekte. Vor das Objektiv der Kamera ist eine „Zeiss Uvette-Scheibe" gesetzt, die die sichtbare Strahlung absorbiert. Die Absorptionsfähigkeit dieses Filters ist eine sehr große. Das dunkeladaptierte Auge konnte bei vorgesetztem Filter auf der Mattscheibe der Kamera kein Bild, sondern nur einen äußerst schwachen purpurnen Schimmer erkennen. Als Platte wurde Hauff „Ultra Rapid" verwendet. Die Beleuchtung mittels dieser ultravioletteichen und so „unnatürlichen" Lichtquelle wurde aus praktischen Gründen gewählt, um die Expositionszeit möglichst niedrig zu halten. Wurde statt des künstlichen Lichtes gewöhnliches Tageslicht benutzt, so erhöhte sich nur die Expositionszeit, der Bildeffekt war der gleiche.

Das Hauptergebnis ist in Fig. 2 niedergelegt. Fig. 2 zeigt die Ultraviolettreflexion verschiedener Pflanzenteile. Stark reflektieren die Kronen von Oenothera gigans, Rudbeckia laciniata und Bryonia dioica, schwach die Kronen von Trifolium pratense und Trifolium repens. Bei letzterer reflektiert der Kelch stärker als die Krone, bei ersterer erzeugt die Spitze der Kronblätter starke Ultraviolettreflexion. Auch Laubblätter weisen nicht unerhebliche Ultraviolettreflexion auf, so die von Oenothera

Fig. 2. Verschiedene Pflanzenorgane in ultraviolettem Lichte aufgenommen.
Links oben: Trifolium pratense mit Blatt.
Links unten: Bryonia dioica mit Blättern.
Mitte: Rudbeckia laciniata mit Blättern.
Rechts: Oenothera gigans mit Blättern.
Rechts oben: Trifolium repens (weiß!).

gigans, Rudbeckia und auch die von Bryonia dioica. Aus diesen Untersuchungen kann man ersehen, daß tatsächlich in Fällen, wo Kronen viel, Laubblätter dagegen nur wenig Ultraviolett reflektieren, diese kurzwellige Strahlung den Farbkontrast Blüte—Laub vermehren wird.

Wie weit beim Anflug neben der Farbe auch die Umrißform der echten bzw. künstlichen Kronen mitspielt, geht aus folgenden Versuchen hervor.

In einer etwa 40×50 cm großen Versuchsfläche wurden 12 Blüten durch Abschneiden einzelner Teile in ihrer Gestalt geändert, wie Fig. 1

zeigt. Sie werden, wie das Protokoll 8 zeigt, alle beflogen. Blüten, deren Kronen entfernt waren, wurden nur von Bienen beflogen, die in nächster Nähe beschäftigt waren. Eine Blüte war zygomorph entwickelt, indem zwei nicht benachbarte Kronblätter an ihrer Spitze verwachsen waren und so einen nach oben gerichteten Helm darstellten. Auch diese Blüte wurde angeflogen und besucht. Die betreffende Biene drängte sich wie bei einem Lippenblütler in den „Helm".

Schließlich wurde das Vorhandensein einer Formbindung für den Anflug noch in folgender Weise überprüft: Auf einer Versuchsfläche wurden zwischen echten Blüten künstliche Kronen aus Hering-Papier Nr. 6 angebracht, die aber nicht wie bisher fünfstrahlige Sterne darstellten. Zwei von ihnen waren Quadrate von 18 mm Seitenlänge, zwei Rechtecke von 8×34 mm und zwei Kreise von 18 mm Durchmesser.

Versuchsprotokoll 5: 22. VII. 16^{05}—16^{45} Uhr.
Wetter: sonnig, gegen Ende des Versuches allmähliche Beschattung.
1 u. 2 Rechtecke, 3 u. 4 Quadrate, 5 u. 6 Kreise.

Biene 1: 2 / ×	Biene 11: / 1×
„ 2: 1 /	„ 12: / 2 ×
„ 3: W[1]) 5 / ×	„ 13: / 5 2 / ×
„ 4: W 5	„ 14: / 2 W
„ 5: 2 / ×	„ 15: × 5 × 3 ×
„ 6: 5 4 6 ×	„ 16: 2 × 4 ××
„ 7: × 5	„ 17: 3 6 4
„ 8: × / 3 / ×	„ 18: × 5 / 2 /
„ 9: × 4 6 ×	„ 19: × 5 2
„ 10: × 6 4 2 // ×	„ 20: × 1 ×

Die Versuchsmodelle wurden, wie das Protokoll zeigt, sehr zahlreich zwischen Besuchen bei natürlichen Blüten angeflogen. Der Blütenform darf innerhalb bestimmter Grenzen beim Anflug keine besondere Bedeutung zugesprochen werden.

In einer weiteren Versuchsanordnung wurden zwischen Bryoniablüten Blütenstände von im folgenden angeführten Pflanzen aus dem 1 km Luftlinie entfernten botanischen Garten gebracht.

Nr. 1. Lupinus varius, weißblühend, Flügel reinweiß, Fahne weiß mit schwach violetter Tönung (14)[2]).

Nr. 2 u. 5. Lythrum virgatum: Blüten purpurn (ungefähr 15).

Nr. 3 u. 11. Calendula officinalis: Strahlenblüten orange und gelb (3—4); Röhrenblüten (noch nicht entfaltet, bräunlich).

1) W = Biene kommt von „weit" her angeflogen oder sucht das „Weite" auf. Die übrigen Bezeichnungen wie Protokoll 2.

2) Die Zahlen bezeichnen die Nr. des Hering-Papiers, dem die betreffende Farbe entspricht.

Nr. 4. Lupinus varius: violette Form. Flügel violett (14, doch weniger satt), Fahne ebenso, in der Mitte mit weißem Streifen, der von sehr ungesättigtem Purpur (15) umrandet ist.

Nr. 5 ist gleich Nr. 2.

Nr. 6. Lupinus luteus, gelb: Fahne und Schiffchen goldgelb bis gelb (4—5), Flügel und Gesamtbild goldgelb (4).

Nr. 7 u. 8. Anthemis tinctoria, Blütenstand hellgelb (5, doch stark weißhaltig).

Nr. 8 ist gleich Nr. 7.

Nr. 9. Achillea millefolium: Strahlenblüten weiß (17), Antheren in der Mitte goldgelb (4).

Nr. 10 u. 12. Sanvitalia procumbens Lam. Strahlenblüten goldgelb (ungefähr 4), Röhrenblüten dunkelbraun bis violett.

Nr. 11 ist gleich Nr. 3.

Nr. 12 ist gleich Nr. 10.

Versuchsprotokoll 6: 26. VII. 13—13^{45} Uhr.
Wetter: schwach bedeckt bis trübe, selten schwach sonnig.

Pflanze	1	erhielt	2	Anflüge,	Schmetterlingsbl.	weiß
„	2	„	0	„	radiäre Bl.	purpur
„	3	„	11	„	Korbblütler	orange
„	4	„	1	„	Schmetterlingsbl.	violett
„	5	„	1	„	radiäre Bl.	purpur
„	6	„	4	„	Schmetterlingsbl.	gelb
„	7	„	3	„	Korbblütler	„
„	8	„	2	„	„	„
„	9	„	2	„	„	weiß
„	10	„	4	„	„	goldgelb
„	11	„	9	„	„	orange
„	12	„	7	„	„	goldgelb

Blüte 3, 8 und 9 wurden je einmal aufgesucht. Das Tier ließ sich auf der Blüte nieder, ohne aber den Honig zu finden. Wenn auch je eine Blüte von 4 (violett mit weißem Streifen) und 5 (purpur) angeflogen wurde, so dürfte doch aus diesem Versuche hervorgehen, welche geringe Bedeutung die Form und welche große Bedeutung die Farbe der Blüte für den Anflug der Besucher hat.

Auch der Blütenzeichnung (die radial verlaufenden grünen Nerven der Kronblätter) und der Blütenplastik kommt für den Anflug keine besondere Bedeutung zu. In einer großen Reihe von Versuchen, die zugleich unter anderer im folgenden behandelter Fragestellung unternommen wurden, konnte festgestellt werden, daß es für den Anflug ganz bedeutungslos war, ob die künstlichen Kronen nur einfarbig waren oder ob auf ihnen noch eine Zeichnung nach Art der Aderung angebracht war. Auch eine ganze oder partielle Querstreifung der Kronblätter mit Bleistift oder dunkelgrünem Farbstift blieb ohne Ergebnis. Ferner wären

unter diesem Gesichtspunkt auch die weiter unten angeführten Versuche über den Einfluß einer partiellen Färbung natürlicher Kronen zu betrachten (s. S. 111).

II. Besuch der Bryoniablüten.

Nachdem so die Bedingungen, unter denen der Anflug erfolgt, klargestellt waren, galt es die Faktoren zu ermitteln, die den Besuch einer Blüte veranlassen.

Zunächst wurde festgestellt, ob vielleicht der Farbkontrast der helleuchtenden Antheren zu der dunkelgrünen Mitte der Blüte, der für unser Auge besonders auffällig ist, für den Besuch von Bedeutung ist. Es wurden die Staubblätter bis auf kleine behaarte Teile der Filamente (grün wie ihre Umgebung) entfernt. Der Honig war von außen nicht sichtbar. Von 9 im Versuchsgebiet vorhandenen Blüten waren 1, 2, 3 und 4 ohne Staubblätter, 5, 6, 7, 8 und 9 unverändert.

Versuchsprotokoll 7.

Biene 1: **1**[1]) **2 3 5**	Biene 9: **3**
„ 2: **5**	„ 10: **1**
„ 3: **2**	„ 11: **8** 1
„ 4: 9	„ 12: 1
„ 5: **7 6**	„ 13: 7
„ 6: **1**	„ 14: **8**
„ 7: **7**	„ 15: **6 5**
„ 8: 1	„ 16: **4**

Wie das Protokoll zeigt, werden Blüten ohne Staubblätter und ihrem Gelbkontrast wie normale Blüten besucht. Dies ist für den gegenseitigen Besuch männlicher und weiblicher Blüten sehr wichtig, als ja bei weiblichen Blüten dieser Gelbkontrast fehlt.

In zwei anderen Blüten wurden die Staubblätter ebenfalls entfernt. Auf den Eingang zum Blütenkelch wurde ein Scheibchen aus Hering-Papier 6 gelegt, doch so, daß ein seitliches Einführen des Rüssels zum Honig hin möglich gewesen wäre. Das Scheibchen war heller als die Blütenmitte. Innerhalb einer Stunde wurden die beiden Blüten 11 mal beflogen, doch nie besucht. Zwei Bienen berührten die Blüten, wandten sich jedoch wieder ab.

Von der Wirkung einer Gestaltsänderung der Blüten auf den Anflug war schon die Rede. Hier soll ein eventueller Einfluß auf den Besuch festgestellt werden. In einem Versuchsfeld von etwa 40×50 cm Ausmaß wurde eine Anzahl von Blüten zum Teil mehrerer Kronblatt-

1) **1** = Besuch von Blüte 1; 1 = Anflug auf Blüte 1.

zipfel beraubt, zum Teil wurde ihnen ein Stück des Blütenbechers abgeschnitten, so daß das Androeceum nur mehr unvollständig war. Die Fig. 1 zeigt eine Photographie dieser einzelnen Blüten.

Versuchsprotokoll 8: 21. VII. 15^{25}—16^{30} Uhr.

Wetter: leicht bedeckt, hier und da sonnig, manchmal auch trübe. Versuchsplatz im Schatten gelegen.

Biene	1: 5 **6**	Biene	15: **6 5** × 3 ×
„	2: 12	„	16: **5** × 3 **1** ×
„	3: 11 10	„	17: 7
„	4: 13	„	18: **8** ×
„	5: 3	„	19: **6**
„	6: **1 11** ×	„	20: **5**
„	7: **6 5**	„	21: 4
„	8: 6	„	22: **8**
„	9: 2 3 ×	„	23: 3 2
„	10: 6 5 ×	„	24: **11**
„	11: **10 5 3**	„	25: **8 10 11**
„	12: 2 **8**	„	26: **9**
„	13: **11**	„	27: **2**
„	14: 8 / ×	„	28: **6**

Wenn Blüte 4 und 7 keinen Besuch bekamen, so mag dies nicht an ihrer Gestalt liegen, sondern daran, daß sie im Versuchsfeld ziemlich versteckt lagen. Ihre Gestalt ist der von Blüte 12 bzw. 6 so ähnlich, daß ein abweichendes Verhalten kaum verständlich erschiene. Auch erhielten sie nur je einen Anflug.

Diese Versuche wurden in dem Sinne noch weiter geführt, daß der freie Teil der Krone vollständig entfernt wurde und nur der grünliche Blütenbecher mehr zurückblieb. Die Staubblätter blieben unversehrt. Diese Blüten konnten vom menschlichen Auge aus 1 m Entfernung nur schwer von benachbarten Blütenknospen unterschieden werden. Trotzdem wurden sie von Bienen, die sich in der Nähe bereits zu schaffen gemacht hatten, besucht. Ein Anflug von weiter her wurde, wie schon erwähnt, nicht festgestellt, gemäß dem Mangel der auf die Ferne wirkenden Krone.

Weiterhin wurden von einer Blüte die freien Teile der Krone mit einem Stückchen gemeinsamen Grundes so abgeschnitten, daß sie als Ring erhalten blieben. Ein Draht[1]) befestigte diese Krone ohne Blütenbecher in natürlicher Umgebung. Die Krone erhielt innerhalb 40 Minuten 6 Anflüge und einen Besuch, wobei 18 Bienen in das Versuchsfeld flogen.

1) Der Draht war auf der Vorderseite der Krone nicht sichtbar.

Nachdem so festgestellt war, daß die Krone zum Besuche nicht unbedingt erforderlich ist, wurde sie durch künstliche Kronen aus Papier ersetzt. Dabei kamen erst mittels Farbstifte gezeichnete Kronen zur Verwendung, wie sie bei den ersten Versuchen dienten, später solche aus Hering-Papier Nr. 6. Die künstlichen Kronen wurden an die Blüten ohne Verwendung irgendeines fremden Materials gesteckt. Die Art der Befestigung geht aus den beigegebenen Skizzen hervor. Drei verschiedene Arten der Insertion der künstlichen Kronen wurden gewählt:

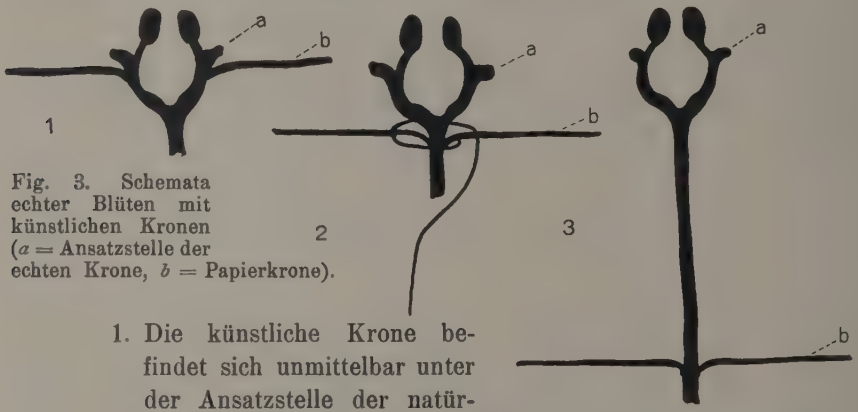


Fig. 3. Schemata echter Blüten mit künstlichen Kronen (*a* = Ansatzstelle der echten Krone, *b* = Papierkrone).

1. Die künstliche Krone befindet sich unmittelbar unter der Ansatzstelle der natürlichen (Blüte 1, 3 und 6 beim ersten Besuch. Fig. 3, *1*).
2. Die künstliche Krone befindet sich am Grund der Blüte (Blüte 4 und 5. Fig 3, *2*).
3. Die künstliche Krone befindet sich ungefähr $1^1/_2$ cm unterhalb der Blüte als „künstliche extraflorale Schaueinrichtung" (Blüte 6 nach dem ersten Besuch. Fig. 3, *3*).

Blüte 2 eine künstliche Krone (Hering-Papier Nr. 6).

Versuchsprotokoll 9: 23. VII. 13^{25}—13^{45} Uhr.

Wetter: sonnig, heiß, starker Wind. Versuchsplatz in der Sonne gelegen.

(Erklärung im Text oben.)

Biene 1: **6**	Biene 7: 4 **5**
„ 2: 3	„ 8: 2 7
„ 3: 7 5[1]) 3	„ 9: 4 ×
„ 4: 7 ×	„ 10: **3**
„ 5: 6[2]) / 3	„ 11: 6[3]) **5** 4 **3**
„ 6: 4 /	„ 12: 7 **5**

1) Berührt.

2) Bei Berührung fiel die künstliche Krone herab. Sie wurde jetzt nach Fig. 3, *3* befestigt.

3) Fliegt erst die unten befindliche künstliche Krone an. Dann wendet sie sich der Blüte zu und besucht sie.

Durch die Möglichkeit des Ersatzes der echten Krone durch eine einfarbige künstliche wird zugleich gezeigt, daß die radial verlaufenden grünen Adern, die den Kronblättern eine deutliche Zeichnung verleihen, für den Besuch keine größere Bedeutung haben können. Ich konnte nie beobachten, daß bei einer gleichfarbigen Krone ohne Zeichnung der Anflug auf ein Kronblatt ausgeführt wurde. Immer flogen die Tiere gegen die Mitte der Blüte zu, auch dann, wenn ich künstlich auf die Mitte des freien Teiles der Kronblätter einer echten Blüte mittels Farbpulvers einen Farbfleck brachte. So wurden Blüten, die auf jedem Kronblatt einen Flecken aus Carminrotpulver hatten, das den Bienen sehr dunkel erscheinen muß, ohne irgendwelche Störung besucht, desgleichen solche, bei denen vier Kronblätter einen ebensolchen Flecken aus Ultramarinpulver zeigten, das fünfte aber freigeblieben war oder bei denen nur ein Kronblatt einen Farbfleck aufwies. Um sicher zu sein, daß diese Farbpulver nicht chemisch auf die Besucher wirkten und damit einen neuen Faktor hereinbringen, habe ich Kontrollblüten, deren Oberseite unverändert blieb, unterseits dick mit dem betreffenden Farbpulver beschmiert. Außerdem war auch die Umgebung dieser Kontrollblüten teils sichtbar, teils unsichtbar damit bestreut. Die Kontrollblüten wurden normal besucht. Damit besteht also die Sprengelsche Auffassung, daß die erwähnte Zeichnung bei Bryonia ein Saftmal darstelle, wie etwa der orange Fleck auf den Blüten von Linaria vulgaris, nach Knolls Untersuchungen zu unrecht.

Im folgenden sollen Änderungen am Blütenbecher und ihre Wirkung auf den Besuch untersucht werden.

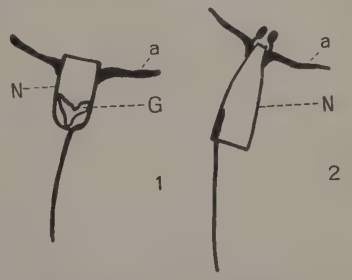


Fig. 4 (zu Skizze 5 u. Protokoll 10). Versuchsblüten. a = echte Krone; N = Glasnäpfchen; G = Nektarium einer echten Blüte.

Dazu stellte ich aus einem 5 mm dicken Glasrohr Näpfchen (Fig. 4, *1*) von 7—8 mm Länge her. In das eine geschlossene Ende war ein Draht zur Befestigung eingeschmolzen. Um das obere offene Ende wurde eine echte Bryoniakrone ohne Staubblätter gesteckt. In der Mitte des Glasnäpfchens befand sich der Blütengrund mit dem Nektarpolster einer Bryoniablüte (Blüte 2 und 11). Im gleichen Versuche kam noch ein anderer Blütentyp zur Verwendung. Er bestand aus einem beiderseits offenen Glasröhrchen (Fig. 4, *2*), das nach einer Seite hin konisch zulief. Auf der breiteren Seite war ein Befestigungsdraht eingeschmolzen. Am spitzen Ende befand sich eine echte Krone mit Staubblättern. Die An-

ordnung war so, daß die Staubblätter, zum Teil wenigstens, den Blüteneingang (Glasnäpfchen) bedeckten. Das Röhrchen war mit Rohrzuckerlösung[1]) gefüllt. Die Füllung erfolgte durch die untere Röhrchenöffnung, wobei die Flüssigkeit kapillar nach oben stieg. (Blüte 3 und 7.)

Versuchsprotokoll 10: 10. VII. 13^{05}—13^{45} Uhr.

Wetter: sonnig, zuweilen bedeckt, schwül, gewitterig. 2, 3, 7, 11 Versuchsblüten (siehe oben), die übrigen unversehrte echte Blüten.

Biene 1: **7** 5
„ 2: **4**
„ 3: **9 10**
„ 4: **5**
„ 5: **10**
„ 6: **11**
„ 7: 4 3 7 **8 9**
„ 8: **6**
„ 9: 5 2
„ 10: **9** 8
„ 11: 2
„ 12: **1 5 2 6 9**
„ 13: **2 6** ×
„ 14: 5
„ 15: **6** 2
Biene 16: **4**
„ 17: **6**
„ 18: **6** 3[2])
„ 19: **8** 5 2
„ 20: **10** 11
„ 21: 11
„ 22: **4 3**
„ 23: 1
„ 24: **5 3 4**
„ 25: **8 10** 9
„ 26: **10 9 2 6** 3[3]) **2**
6 2 5 3 7[3]) **2**
„ 27: **8** × **8**
„ 28: **2 5 6** 3[3]) **6 5 3 4**
„ 29: **11**

Beide Blütenformen wurden besucht (s. Fig. 5 mit der Flugbahn von Biene 12 und 28), und zwar in einer der echten Blüte nicht nur qualitativ, sondern auch quantitativ entsprechenden Weise. Auf die 11 bezeichneten Blüten erfolgten 68 Anflüge + Besuche. 26 davon entfallen auf die 4 Versuchsblüten. In anderen Versuchen kam ein Modell zur Verwendung, das sich von dem von Blüte 3 und 7 des vorigen Versuchs darin

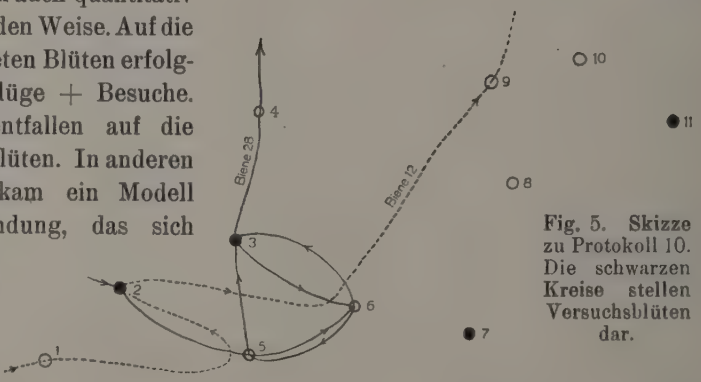


Fig. 5. Skizze zu Protokoll 10. Die schwarzen Kreise stellen Versuchsblüten dar.

1) Ungefähr gleiche Teile Aqua dest. und Würfelzucker.

2) Die Biene trinkt mit großer Begierde das Röhrchen leer. Nach Erschöpfung des Zuckerwassers versucht sie immer wieder und in neuen Stellungen Nektar zu finden. Schließlich verläßt sie in Schraubenwindungen aufsteigend den Versuchsplatz.

3) Röhrchen leer getrunken.

unterschied, daß die obere Öffnung viel enger war und 4—5 mm über die Krone ragte. Diese Blüte wurde wiederholt besucht, doch konnten die Tiere den Eingang zum Honig nicht finden, da sie ihre Versuche stets nur wie bei unveränderten Blüten am Grunde der Krone ausführten und das Glasröhrchen diesen weit überragte.

Aus diesen Untersuchungen geht hervor, daß von keinem Teile einer Bryoniablüte (Krone, Staubblätter, Blütenbecher) für sich der Impuls zum Besuche ausgehen kann, und es fragt sich, ob an Bryonia gebundene Bienen nicht auch Modelle ohne jede Zugabe einer echten Blüte besuchen.

Es wurden die oben beschriebenen und abgebildeten Glasröhrchennektarien (Fig. 4, *2*) mit künstlichen Kronen (Hering-Papier Nr. 5, 6, 7) versehen. Die Blüten wurden normal angeflogen, aber nie besucht. So wurde z. B. eine Blüte mit Krone aus Hering-Papier Nr. 6 von 20 unter 49 Bienen, die das Versuchsfeld bei sonnigem heißen Wetter besuchten, angeflogen, doch von keiner einzigen besucht. Das gleiche Schicksal erlitten Modelle mit Papierkronen, die mittels Farbstifte eine möglichst naturgetreue Färbung und Zeichnung erhielten und Modelle, die Kronen aus einem vergilbten, gelb erscheinenden Blatte von Cirsium arvense geschnitten trugen. In anderen Versuchen wurden als Kronen Photographien echter Kronen in natürlicher Größe benutzt. Sie waren auf Mimosa Orthotyp chamois und ein schichtloses Kapimpapier hergestellt, zum Teil wurden sie grünlich getönt. Die Photos machten auf den menschlichen Gesichtssinn auch einen räumlichen Eindruck. „Duftstoffe" konnte ich an ihnen keine wahrnehmen. Sie wurden wie alle bisherigen Modelle angeflogen, aber nicht besucht. Auch Versuche, in denen die Glasnäpfchen mit grün gefärbtem Papier (= grüne Farbe der Blütenmittte) bis auf eine enge Eingangsöffnung, um ein eventuell störendes Spiegeln des Gläschens zu vermeiden, bedeckt waren, und Blüten, die vollständig aus Papier angefertigt waren und deren Mitte ein satteres Grün aufwies als die freie Krone, erhielten nur Anflüge.

Diese Mißerfolge legten mir die Frage nahe, ob zum Besuche vielleicht nicht doch eine chemische Nahwirkung der Blüte nötig ist. Echte Krone + künstlicher Blütenbecher wurde besucht, desgleichen künstliche Krone + echter Blütenbecher. Dagegen erhielt künstliche Krone + künstlicher Blütenbecher keinen Besuch. Die Trennung von chemischer und optischer Wirkung auf den Anflug ist verhältnismäßig einfach auszuführen. Knoll benutzte dazu seine Wind- und Glasröhrchenmethode. Die Analyse dieser beiden Faktoren beim Besuch dagegen scheint mir

sehr schwierig. Eine einwandfreie Feststellung, ob beim Besuche auch eine Bindung an irgendeinen dem Menschen nicht wahrnehmbaren „Bryoniaduft" vorhanden ist, ließe sich wohl nur mittels der Frischschen Dressurmethode nachweisen[1]). Doch wollen wir die Fragestellung so fassen, ob für den Besuch ein Bryoniaduft ausschlaggebend ist.

Von künstlichen Blüten mit künstlichen Nektarien wurde die eine mit reinem Zuckerwasser gefüllt und die andere mit Zuckerwasser, in dem Bryoniablüten ausgepreßt wurden und mehrere Stunden lagen. Die Farbe der Krone entsprach Hering-Papier Nr. 5, war aber bei weitem nicht so gesättigt. In einem Versuch, der am 9. VII. 13^{05}—13^{47} Uhr ausgeführt wurde, beflogen 28 Bienen den Versuchsplatz. 6 führten auf die Versuchsblüten mit Bryoniazuckerwasser Anflüge aus, Besuch fand keiner statt. Diese Versuche wurden in mehreren Variationen ausgeführt. So befand sich z. B. in einer Versuchsanordnung unter der künstlichen Krone, aber von vorne unsichtbar, eine natürliche. Nie erfolgte bei derartigen Modellen, die Bryoniaduft an sich gehabt haben müßten, ein Besuch. Das gleiche Ergebnis zeitigte folgender Versuch, der an zwei verschiedenen Tagen ausgeführt wurde. In einer Kapsel aus Glaspapier, die auf der einen Seite ein Loch hatte, war eine Bryoniablüte so eingeschlossen, daß die Staubblätter durch dieses Loch ins Freie ragten (Fig. 6). Duftstoffen war an dieser Stelle freier Austritt möglich[2]). Die Objekte wurden angeflogen, doch nicht besucht.

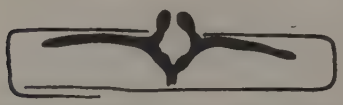


Fig. 6. Blüte in einem Glaspapiergehäuse. Durch ein auf der Vorderseite befindliches Loch treten die Staubblätter ins Freie.

Blüten mit relativ weitgehenden Abweichungen von der natürlichen Form und Farbe wurden also noch besucht. Damit soll aber keineswegs gesagt werden, daß derartige Abänderungen von den Tieren nicht erkannt würden. Dies ist sogar auf Grund des relativ feinen Farbunterscheidungsvermögens der Bienen nach Kühns [13] jüngsten Untersuchungen sehr unwahrscheinlich. Vom blütenökologischen Standpunkt aus betrachtet ist es ja auch unwesentlich, ob derartige Änderungen von den Tieren erkannt werden oder nicht. Hier gilt es nur: Spielen derartige Änderungen bei Anflug bzw. Besuch eine Rolle oder nicht. Nicht mehr besucht wurden Modelle ohne den Tieren bekannte sichtbare Teile (Krone

1) Wenn auch die naturgetreuesten Nachbildungen der Blüte nicht besucht werden.

2) Das Glaspapier erschien mir vollständig geruchlos. Auch wurde bei früheren Versuchen keine störende chemische Wirkung beobachtet.

oder Becher) einer echten Blüte auch dann, wenn von ihnen auf Grund der Versuchsanordnung ein hypothetischer Bryoniaduft hätte ausgehen müssen. Das optische Bild war zu stark verändert. Was Duftstoffe betrifft, so können solche, falls überhaupt welche vorhanden sein sollten, was mir sehr zweifelhaft erscheint[1]), für den Besuch nur im Zusammenhang mit dem optischen Bild und nicht für sich allein eine Rolle spielen.

III. Der Besuch männlicher und weiblicher Blüten.

Zum Schlusse soll die Sprengelsche Deutung des Größenunterschiedes zwischen männlichen und weiblichen Blüten untersucht werden. Der Farbunterschied zwischen männlichen und weiblichen Blüten erfährt seitens der Besucher keine Beachtung. Es wurden männliche Blüten, die an Stelle der Staubblätter einen Griffel und weibliche, die an Stelle des Griffels Staubblätter bekamen (s. Protokoll 11), normal besucht. Der Diözie entsprechend kommen männliche und weibliche Pflanzen entweder vollständig voneinander getrennt vor, wie an meinen Versuchshecken, die an mehreren Stellen auf eine Breite von 4—5 m von männlichen Pflanzen überwuchert waren. Weibliche fanden sich erst in einer Entfernung von 9 bzw. 45 m. Oder es können männliche und weibliche Pflanzen miteinander verflochten in einer Hecke auftreten, so daß hier ein ähnlicher Erfolg wie bei Bryonia alba resultiert.

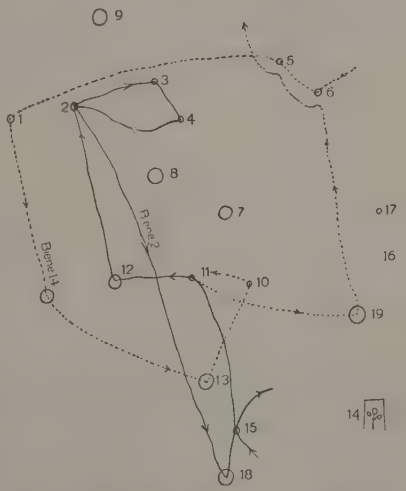


Fig. 7. Skizze zu Protokoll 11. Die kleinen Ringe stellen weibliche Blüten dar.

Zur experimentellen Prüfung der Sprengelschen Annahmen brachte ich auf eine männliche Hecke drei Sprosse einer weiblichen Pflanze, die, um nicht zu verwelken, mit ihren basalen Enden in ein unsichtbar angebrachtes Gläschen mit Wasser tauchten und beobachtete das Verhalten der Bienen den beiderlei Blütenformen gegenüber.

1) v. Frisch konnte zeigen, daß verschiedene für den Menschen duftlose Blüten auch für die Bienen duftlos sind, z. B. Ampelopsis.

Wie das Protokoll zeigt, besuchen die Bienen keineswegs erst die männlichen Blüten und, „nachdem sie dieselben ausgeleert", die weiblichen. So kommt z. B. Biene 7 von weither angeflogen und besucht gleich eine weibliche Blüte. In Fig. 7 ist der Flug von Biene 2 und Biene 14 festgehalten. Männliche und weibliche Blüten werden unterschiedslos besucht. Dasselbe Ergebnis konnte auch in analogen Versuchen festgestellt werden, die deshalb hier übergangen seien.

Versuchsprotokoll 11: 26. VII. 15^{30}—16^{40} Uhr.

Wetter: meist sonnig, Wind.

Blüten 1, 2, 3, 4, 5, 6, 10, 11, 15, 16, 17 sind weiblich (kleine Kreise), 14 sind unter einem Gläschen befindliche weibliche Blüten. Blüten 7, 8, 9, 12, 13, 18, 19 sind männliche (große Kreise), Blüte 1 und 3 haben an Stelle des Griffels Staubblätter eingefügt.

Biene 1: 12 4
„ 2: **15 11 12 2 3 4 2 18 15**
„ 3: **18 18** 2
„ 4: **18 18** ×[1]) **13 18** 15 14
„ 5: × **15** 14
„ 6: **13 12**
„ 7: W[2]) **1**
„ 8: × **15** 6
„ 9: × **13** × × **8 4 3 1**
„ 10: **13** 4 3
„ 11: **13** × **4 3**
„ 12: **7 4 3 2 11**

Biene 13: × 10 5 /
„ 14: × **6 5 1** × **13 10 11 19** 6 5
„ 15: **15** × **4 3**
„ 16: 14 × × × **18** 13 11 **4 3** ×
„ 17: × × 7 **4 1**
„ 18: 12
„ 19: 15 7
„ 20: × **1 4 7** 6
„ 21: **4 3** 6 14
„ 22: 3 4
„ 23: × × 4 3

Dagegen werden, wenn männliche und weibliche Pflanzen (wie an der Versuchshecke) weiter voneinander getrennt wachsen, die größeren Kronen der männlichen Blüten auf die Ferne besser wirken als die der weiblichen. Als Folge kann der oben festgestellte zahlreichere Besuch männlicher Pflanzen gelten. Doch dürfte diese Tatsache meiner Auffassung nach keineswegs eine Erhöhung der Bestäubungsaussichten weiblicher Pflanzen zur Folge haben und damit blütenökologisch „bedeutungslos" sein.

1) × = Besuch einer außerhalb des Versuchsfeldes liegenden männlichen Blüte.
2) W = Die Biene kam von weither angeflogen.

IV. Ergebnis.

1. Bryonia dioica wurde in den von mir untersuchten Fällen nicht „nur" von Andrena florea (Kerner), sondern vornehmlich von der Honigbiene, Apis mellifica, besucht.

2. Der Anflug der Honigbiene auf die Blüten von Bryonia dioica wird rein optisch durch Farben der Weiß-, Gelb-, und Grüngruppe geleitet. In dieser Fernwirkung liegt die ökologische Bedeutung der Kronen. Eine bestimmte Kronenform oder Zeichnung spielt dabei keine Rolle.

3. Besucht werden noch Blüten mit weitgehenden künstlichen Abänderungen. Trotzdem ist für den Besuch das optische Bild und nicht ein dem Menschen nicht wahrnehmbarer Duft wenigstens allein maßgebend. Die Kronblattzeichnungen können nicht als Saftmal (Sprengel) gedeutet werden.

4. Die Bienen unterscheiden bei Anflug und Besuch nicht zwischen männlichen und weiblichen Blüten, sondern besuchen beiderlei Formen nebeneinander. (Entgegen Sprengel.)

Literatur.

1) Andreae: Inwiefern werden Insekten durch Farbe und Duft der Blumen angezogen? Beih. z. Bot. Zentralblatt, Bd. XV, 1903.

2) Exner, Fr. u. S.: Die physikalischen Grundlagen der Blütenfärbungen. Sitz.-Ber. d. Akad. d. Wiss. Wien, Math.-Naturw. Klasse, Bd. CXIX, 1910, Abt. 1.

3) Frisch, v.: Der Farbensinn und Formensinn der Bienen. Zool. Jahrb., Phys. Abt. 35, 1915.

4) — Über den Geruchssinn der Biene und seine blütenbiologische Bedeutung. Ebenda 37, 1919.

5) — Über die „Sprache" der Bienen. Ebenda 40, 1923.

6) Kerner: Pflanzenleben. 2. Aufl., Leipzig-Wien 1898.

7) Knoll: Insekten und Blumen. Wien 1926.

8) Knuth, P.: Handbuch der Blütenbiologie. Leipzig 1899.

9) — Die Einwirkung der Blütenfarben auf die photographische Platte. Bot. Zentralblatt, Bd. XLVIII, 1891, S. 160 und 314.

10) Kühn u. Pohl: Dressurfähigkeit der Bienen auf Spektrallinien. Naturwissenschaften 1921.

11) Kühn, A.: Zum Nachweis des Farbenunterscheidungsvermögens der Bienen. Naturwissenschaften 1924.

12) — Über den Farbensinn der Bienen. Zeitschr. f. vergl. Physiol. V, 4, 1927, S. 762.

13) — Über das Unterscheidungsvermögen der Bienen für Wellenlängen im Spektrum. Nachr. d. Ges. f. Wiss. Göttingen, Math.-Phys. Klasse, 1927.

14) Lutz, F. E.: Apparently non selective characters and combinations of characters including a study of ultraviolet in relation to the flower-visiting habits of insects. Anuals of the New York Akademy of sciences, Vol. XXIX, p. 181—283, pls. III—IX.

15) Müller, H.: Die Befruchtung der Blumen durch Insekten und die gegenseitigen Anpassungen beider. Leipzig 1873.

16) Sprengel, Ch. K.: Das entdeckte Geheimnis der Natur im Bau und in der Befruchtung der Blumen. 1793.

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.

Die „Suchbewegungen“ der Pflanzen.

Von **J. M. Janse.**

Mit 8 Abbildungen im Text.

II. TEIL.

Im ersten Teil dieser Arbeit[1]) wurden nur diejenigen Suchbewegungen berücksichtigt, bei welchen die Schwerkraft als die einzig wirksame Veranlassung betrachtet werden konnte; zwar wurde dabei auch der Transversalheliotropismus besprochen, doch nur weil dieser sich den dort besprochenen Bewegungen am geeignetesten anreihen ließ.

Für die Erklärung der im ersten Abschnitte (I, S. 242—263) behandelten Erscheinungen war es nicht notwendig, eine Verschiebung des reizbaren Teiles innerhalb der Statocyste anzunehmen; für alle die in Abschnitt II A (I, S. 263—285) erwähnten war solches dagegen notwendig und konnte dabei die Verschiebung einem inneren Reize zugeschrieben werden.

Für jetzt bleibt also noch übrig, die von äußeren Reizen veranlaßten Ablenkungen zu untersuchen.

Abschnitt II B.

Verschiebung des statischen Apparates durch äußere Ursachen.

Der Versuch, eine Erklärung dieser Bewegungen, ebenfalls auf Grund unserer früher (I, S. 232) besprochenen Hypothese[2]), zu kon-

1) Flora 1928, Bd. 123, S. 219—285; sie wird weiterhin als I angedeutet.

2) Diese Hypothese, aus vier Teilen bestehend, lautete:

1. Die Reizbarkeit für Druck ist in den Statocysten an einer bestimmten Stelle des Protoplasten (dem „Mittelfelde“) eine maximale und nimmt von dort ringsherum gleichmäßig ab; ob sie an der gegenüberliegenden Seite = 0 oder nur gering ist, wäre unwesentlich.
2. Ein Pflanzenteil ist nur dann in Ruhe, wenn die Stelle maximaler Erregbarkeit gereizt wird.
3. Die Stelle maximaler Reizbarkeit hat, der Zellwand gegenüber, keine fixe Lage, sondern sie kann, durch bestimmte Einwirkungen, eine, aber immer langsame, Verschiebung erfahren.
4. Die Bewegung des Pflanzenteils findet stets in der Weise statt, daß dabei die Intensität des Reizes in jedem Augenblick die schnellste Steigerung erfährt (d. h. also Bewegung der Statolithen in der Richtung vom Maximum-Gradient).

struieren, beruht also an erster Stelle auf der Annahme (I, S. 231), daß nur ein einziger der sogenannten feineren Reize (bzw. die Schwerkraft) unvermittelt auf die Pflanze (und zwar auf die Statocysten) einwirkt; die sonstigen Reize affizieren nur diesen Schwerkraftapparat, und rufen so, in indirekter Weise, eine neue Gleichgewichtslage hervor. Wie solches vor sich gehen kann, wurde früher (I, S. 240) auseinandergesetzt; zum besseren Verständnis werden hier zwei der dort gegebenen Figuren (nl. 2*c* und 3*c*) reproduziert: sie geben in unserer Vorstellungsweise an, wie eine Statocyste, welche im Gleichgewicht verkehrt,

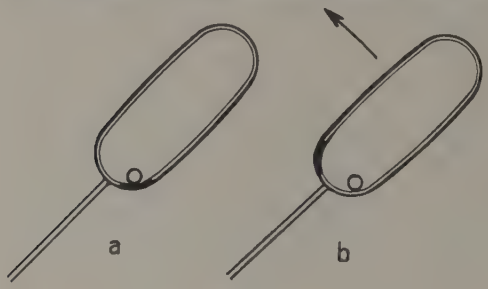


Fig. 1.

wie in Fig. 1*a*, dieses Gleichgewicht verliert, nur durch Verschiebung des „statischen Apparates", und wie diese Verschiebung zu einer Krümmung, in der Richtung des Pfeiles, in 1*b*, führen muß [1]).

Die wichtigste der äußeren Reizursachen ist das Licht und wird daher zuerst besprochen werden.

1. Licht.

Da, wie oben erwähnt, die transversal-heliotropischen Erscheinungen schon früher Erwähnung fanden (I, S. 261), bleiben jetzt nur noch der positive und negative Heliotropismus zur Besprechung übrig; es sollen auch hier nur die höheren Pflanzen berücksichtigt werden.

a) Positiver und negativer Heliotropismus.

Wenn eine im Wasser kultivierte Keimpflanze von Sinapis alba seitlich beleuchtet wird, beobachtet man, daß der Stengel sich dem Lichte zuwendet, während die Wurzel sich davon wegkrümmt.

Diese beiden Bewegungen lassen sich mit Hilfe unserer Annahmen in einfachster Weise erklären, wie aus Fig. 2 ersichtlich ist. Fig. 2*a* stellt dann wieder, wie üblich, die ganze Pflanze, vor dem Anfang

1) Es sei hier noch daran erinnert, daß in diesen schematischen Figuren der Statocysten die äußere Linie die Zellwand vorstellt, die feinere innere, anliegende, den reizbaren, verschiebbaren Teil, der „statische Apparat" und die kurze ausgefüllte Stelle zwischen beiden, dessen empfindlichste Stelle. Der kleine Kreis im Innern ist der spezifisch schwerere Statolith (z. B. Stärkekorn), der Stiel der wachsende Teil des den Statolithen enthaltenden Pflanzenorganes.

des Versuches, also im Dunkeln, dar. In den Statocysten von Stengel (St) und Wurzel (W) liegen die Statolithen unten und also den reizbarsten Stellen auf; beide Organe sind dann somit im Gleichgewicht. Wenn nun die Pflanze dem Lichte ausgesetzt wird und man annimmt, daß der statische Apparat der Statocyste derweise durch die einseitige Beleuchtung verschoben wird, daß das reizbarste Mittelfeld sich der Lichtquelle nähert (2 *b*), so wird dadurch allein schon in beiden das Gleichgewicht gestört und werden Stengel und Wurzel, jeder für sich, versuchen, eine neue Ruhelage zu erreichen. Daß der Stengel sich dazu zur Lichtquelle hin biegen muß, die Wurzel dagegen von der Lichtquelle ab, geht aus der Figur ohne weiteres hervor (2 *c*). Daß die beiden dabei entgegengesetzte Richtungen einschlagen müssen, beruht wiederum (wie bei der geotropischen Krümmung, vgl. I, S. 244) darauf, daß die normale Lage der reizbarsten Stelle des statischen Apparates in Stengel und Wurzel eine, in Beziehung zur Lage der Wachstumszone, entgegengesetzte ist; bei ersterem ist sie dieser Zone zu-, bei letzterer dagegen von ihr abgekehrt.

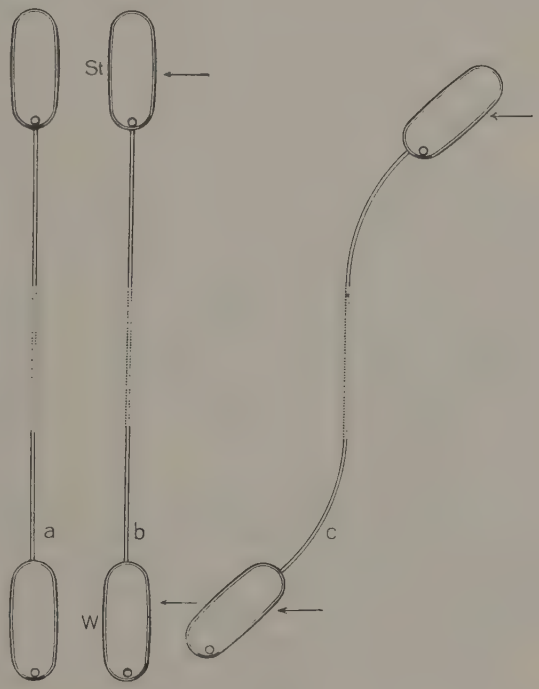


Fig. 2.

Weil dem statischen Apparate eine Eigenbewegung nicht zugeschrieben werden kann, muß wohl angenommen werden, daß das Licht verursacht daß er in passiver Weise, und dann z. B. vom strömenden Körnerplasma, verschoben wird, ähnlich wie das Licht ebenfalls die Verschiebung der Chlorophyllkörner veranlaßt.

In welcher Weise dieses letztere vor sich geht, wurde schon vor längerer Zeit eingehend untersucht von Frank[1]), wobei sich herausstellte, daß bei Beleuchtung innerhalb der Zelle kräftige Protoplasmaströme auftreten, welche die Chlorophyllkörner mit sich führen, während bei jeder lokalen Ansammlung dieser Körner eine mächtigere Plasmaschicht wie an anderen Stellen zu finden ist.

Unsere Erklärung von positivem und negativem Heliotropismus würde somit auf der Annahme, daß das Mittelfeld sich zum Lichte hin bewegt, sozusagen von ihm „angezogen" wird, beruhen. Jetzt wäre daher zu untersuchen, welche Gründe für diese Annahme angeführt werden könnten.

An erster Stelle konnte dann an die Beobachtungen von Kohl[2]) und Wortmann[3]) erinnert werden, welche an den Fruchtträgern von Phycomyces wahrnahmen, daß bei ihrer heliotropischen Krümmung (und ebenfalls bei geo- und hydrotropischen) eine sehr auffallende Protoplasmaansammlung an der konkav werdenden, also bei positivem Heliotropismus der, der Lichtquelle zugekehrten, Seite auftrat. Sie betrachteten weiter diese Ansammlung als eine indirekte Ursache der Krümmung. Es gibt also unbedingt eine gewisse Ähnlichkeit bei Phycomyces mit dem, was vielleicht in den Statocysten der höheren Pflanzen zu erwarten wäre, doch es wäre wohl voreilig, auf diese Ähnlichkeit allein weiter zu bauen.

Als zweites Beispiel müßte die Chlorophyllbewegung erwähnt werden, weil die von Plasmaströmen mitgeschleppten Körner, aus dem Dunkeln in mäßiges Tageslicht gebracht, sich an Vorder- sowie an Hinterseite der Zellen so stellen, daß sie das meiste Licht auffangen (sogenannte Lichtlage, Epistrophe).

Die Körner wandern mit gewisser Geschwindigkeit dieser Lichtlage zu, doch vollführen, nach Verdunklung, den Rückweg „mit einer gewissen Trägheit" (vgl. Frank, l. c. S. 296). Dieser Unterschied könnte zeigen, daß die erstere Bewegung unter dem Einfluß eines bestimmten Reizes (Licht) stattfindet, doch daß die Rückkehr in die Apostrophe sozusagen von selbst verläuft. Dunkelheit (Abwesenheit von Licht also) ist denn auch an und für sich nie ein Reiz, und so scheint es, daß die

1) Über die Veränderung der Lage der Chlorophyllkörner usw. Jahrb. f. wiss. Bot. 1872, Bd. 8, S. 282ff.

2) Plasmaverteilung und Krümmungserscheinungen. Botan. Hefte, Forsch. a. d. bot. Garten, Marburg, 1. Heft, V.

3) Zur Kenntnis der Reizbewegungen. Bot. Zeitg. 1887, S. 793ff.

Beleuchtung die Chlorophyllkörner aus ihrer Ruhestellung zieht, in welche sie, nach Aufhören des Reizes, von selbst wieder zurückkehren.

An dritter Stelle kann das Verhalten der Schwärmsporen und sonstigen freibeweglichen Organismen dem Lichte gegenüber angeführt werden, welche ebenfalls, phototaktisch, sich einer mäßig intensiven Lichtquelle zu nähern suchen. Zumal der ungefärbte Teil dieser Zellen scheint für den Lichtreiz empfindlich zu sein. Oltmanns[1]) hat diese Erscheinungen sehr eingehend untersucht; auf seine Untersuchungen kommen wir bald noch näher zurück.

Das Verhalten dieser Organismen erlaubt wohl die Auffassung, daß das Licht ebenfalls eine „anziehende“ Wirkung auf das Mittelfeld des statischen Apparates ausübt, falls diese Auffassung auch bei der Erklärung der heliotropischen Erscheinungen behilflich sein kann.

Diese Auffassung entspricht jedoch nicht völlig dem wirklichen Sachverhalt, weil die heliotropischen Reaktionen viel verwickelter Natur sind. So hängt die Krümmungsrichtung, positiv oder negativ, von verschiedenen Pflanzenteilen nicht nur von der Art des betreffenden Organes und der betreffenden Pflanze ab, doch sind öfters das Alter des Organes und die benutzte Lichtintensität von maßgebendem Einflusse. Alle diese Erscheinungen bedürfen daher ebenfalls einer Erklärung, so daß es darauf ankommen würde, für alle diese so ganz verschiedenen Möglichkeiten eine einzige allgemeine Regel aufzusuchen.

Wenn man vom positiv-heliotropischen Stengel ausgeht, so ist es bekannt, daß dieser bei Beleuchtungen, welche zwischen sehr mäßigem diffusen und direkten Sonnenlicht liegen, sich der Lichtquelle entgegenkrümmt. Ganz dasselbe findet auch bei der Anwendung von Kunstlicht statt, doch bei immer mehr steigender Intensität nimmt die Intensität der Reaktion ab und kehrt schließlich selbst um, d. h. sie geht in eine negativ-heliotropische Krümmung über. Zwischen jenen Punkten liegt dann die a-heliotropische Intensität, bei welcher also gar keine Krümmung des Pflanzenteiles eintritt. Diese Art der Abhängigkeit der heliotropischen Krümmungen eines Stengels von der Beleuchtungsintensität kann schematisch durch umstehende Kurve, Fig. 3, angedeutet werden, wobei A die a-heliotropische Intensität angibt und T die Helligkeit hellen Tageslichtes; +H gibt die Richtung der positiv-heliotropischen Reaktion an, —H die der negativen.

Diese Kurve zeigt also, daß die positive Krümmung schon bei sehr schwacher Beleuchtung auftritt, daß sie bei steigender Intensität

1) Über Phototaxis. Zeitschr. für Botanik 1917, Bd. 9, S. 257.

immer stärker wird, bis sie ein Maximum erreicht, welches gewöhnlich erst bei höherer Intensität als hellem Tageslicht und selbst als bei direktem Sonnenlicht eintritt, um bei noch größerer Intensität zu sinken und, nach dem Punkte A, in eine negative Krümmung überzugehen.

Wenn also der Stengel unter gewöhnlichen Umständen stets die kräftigere Beleuchtung aufsucht, so geschieht dieses nur, weil er selbst in direktem Sonnenlicht noch eine positiv-heliotropische Krümmung erfährt; wir könnten es, wie gesagt, dann so vorstellen, daß das Mittelfeld des statischen Apparates sich der Lichtquelle zu nähern sucht.

Wenn die Lichtintensität jedoch so hoch gewählt wird, daß das Organ sich vom Lichte wegwendet, so muß unsere Vorstellungsweise zur Erklärung von demjenigen, was in der Statocyste vor sich geht, eine Erweiterung erfahren.

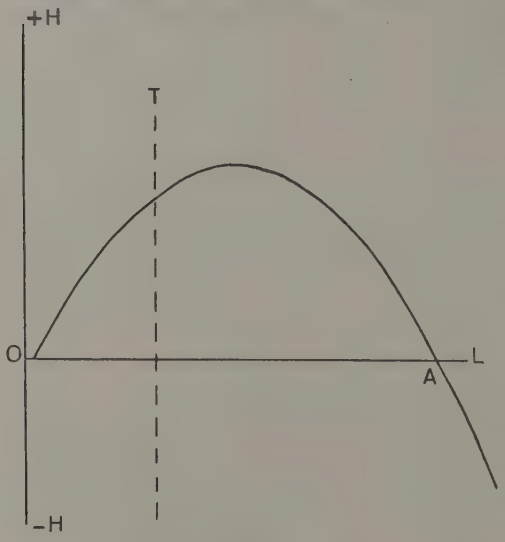


Fig. 3.

Am geeignetesten ist es dann, sich an die schon früher von Oltmanns[1]) für freibewegliche Objekte vorgeschlagene Auffassung anzuschließen, welche annimmt, daß die Phototaxis darin besteht, daß die betreffenden Organismen stets diejenige Lage aufsuchen, in welcher sie, und mehr speziell ihr eigentlich lichtempfindlicher Teil, eine Beleuchtung erhält von bestimmter Intensität; diese bezeichnete er als das „Optimum". Um solche Lage zu erreichen, muß der Organismus also, je nach den Beleuchtungsverhältnissen, sich der Lichtquelle nähern oder sich von derselben entfernen.

Wenn wir nun gleicherweise annehmen, daß der statische Apparat sich ebenfalls so zu stellen sucht, daß dessen Mittelfeld stets die ihm am meisten zusagende Intensität erhält, so folgt daraus die Erklärung nicht nur vom positiven, doch auch vom negativen Heliotropismus eines selben Stengels ohne weiteres.

1) Über die photometrischen Bewegungen der Pflanzen. Flora 1892, Bd. 50, S. 183 und weiter: Über Phototaxis. Zeitschrift für Botanik 1917, Bd. 9, S. 257,

In letzterem Falle wird dann also das Mittelfeld sich von der Lichtquelle zu entfernen suchen und so eine negativ-heliotropische Krümmung veranlassen, wie es durch beigehende Fig. 4 *a—c* in der hier üblichen Weise dargestellt werden kann.

Oltmanns fand bei der Phototaxis außerdem, daß selbst bei derselben Pflanze die Lichtempfindlichkeit nach Umständen verschieden groß sein kann, und dasselbe gilt bekanntermaßen auch für höhere Pflanzen. Die Höhe der a-heliotropischen Intensität erwies sich nämlich in erster Linie abhängig von der Intensität der Beleuchtung, welcher die Pflanze vor dem Versuch ausgesetzt war. Je geringer diese ist, je niedriger liegt auch die optimale Helligkeit und je größer, je höher, was z. B. auch so ausgedrückt werden konnte, daß vorherige kräftige Beleuchtung den Pflanzenteil weniger empfindlich macht. In der Fig. 3 kann solches durch Verschieben der Kurve den Ordinaten gegenüber, und zwar nach rechts, angegeben werden, wie es Fig. 5 angibt, wo die Kurve I dieselbe Lage einnimmt wie die in Fig. 3, d. h. nach Tagesbeleuchtung, während Kurve II die Abhängigkeit von einem zuvor kräftiger beleuchtetem Pflanzenteil vorstellt, wobei also auch die a-heliotropische Intensität (A_1) nach rechts verschoben ist (A_2).

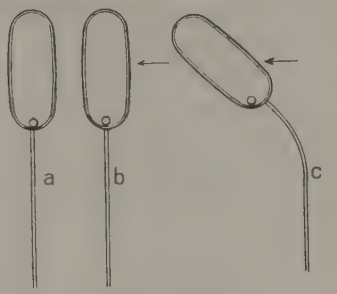


Fig. 4.

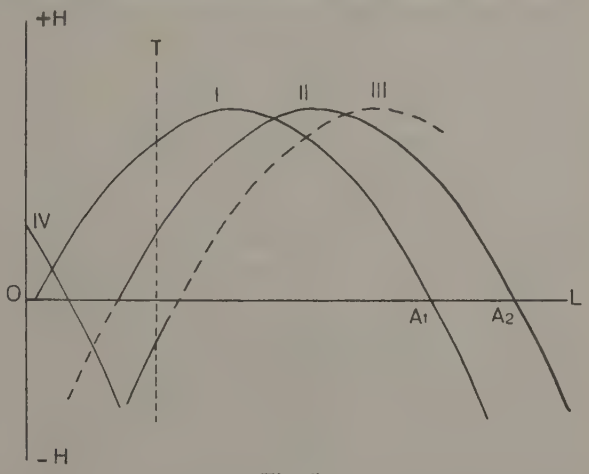


Fig. 5.

Wenn nun also schon jeder Pflanzenteil für sich, je nach den Umständen, verschiedene Empfindlichkeiten für Licht zeigen kann, so ist es zu erwarten, daß verschiedene Pflanzen, auch bei gleicher, vorheriger Beleuchtung, ihre eigene Empfindlichkeit aufweisen werden;

jeder dieser Zustände kann dann in unserer Figur durch eine andere, mehr oder weniger nach rechts oder nach links verschobene Kurve dargestellt werden.

Wird die Kurve II z. B. noch mehr nach rechts verschoben, wie z. B. Kurve III, so deutet dieses darauf hin, daß der Pflanzenteil schon bei Tageslicht negativ-heliotropisch ist, wie z. B. das Hypokotyl von Viscum und die Blütenstiele von Linaria Cymbalaria, nachdem die Befruchtung stattgefunden hat, usw. Da diese letzteren jedoch vor diesem Zeitpunkte positiv-heliotropisch sind, also nach der Kurve I sich verhalten, so würde dieses beweisen, daß die Befruchtung auch eine Veränderung in der Lichtempfindlichkeit mit sich bringt, und zwar eine erhebliche Verringerung derselben[1]), entsprechend also der Verschiebung von Kurve I nach Kurve III.

Sachs[2]) erwähnt, daß die jüngeren, rasch wachsenden Internodien von Hedera Helix positiv-heliotropisch sind, doch daß die älteren, deren Wachstum im Erlöschen ist, negativen Heliotropismus zeigen; eine Änderung in der Lichtempfindlichkeit der betreffenden Statocysten beim Älterwerden würde ebenfalls die Erklärung zu dieser Erscheinung liefern; Tropaeolum majus soll sich wie Hedera verhalten.

Die Ranken von Vitis und Ampelopsis sind nur bei sehr schwachem Lichte positiv-, doch werden sie schon in mäßigem Tageslichte negativ-heliotropisch, welches daher durch Kurve IV dargestellt werden könnte, was auf einer erheblich geringeren Lichtempfindlichkeit, wie die der Stengel derselben Pflanzen, beruhen würde.

Das Verhalten der Wurzeln dem Licht gegenüber kann zwar durch dieselbe Kurve in ähnlicher Weise wie das der Stengel usw. dargestellt werden, nur mit der Änderung, daß, weil bei ihnen eine Näherung des Mittelfeldes zur Lichtquelle eine negativ-heliotropische Reaktion hervorruft, anstatt einer positiven, die Bedeutung der Richtungen ebenfalls umgekehrt werden müssen, wie dann auch in beigehender Figur 6 +H durch —H und —H durch +H ersetzt ist.

Die meisten Wurzeln verhalten sich dem Lichte gegenüber ziemlich indifferent und zeigen also bei Tageslicht keine Krümmung, wie von der Kurve V angegeben wird, dagegen würden die negativ-heliotropischen Wurzeln von Sinapis der Kurve VI und die positiv-heliotropischen von Allium der Kurve VII entsprechen. Wie diese Wurzeln

1) In der Figur sind die experimentell bestätigten Teile der verschiedenen Kurven durch eine gezogene Linie dargestellt, die nicht untersuchten durch punktierte Linien.

2) Lehrbuch, 4. Auflage, 1874, S. 810.

sich in sehr intensivem Lichte verhalten, scheint nicht untersucht zu sein, doch wäre es nicht unmöglich, daß sie eine so kräftige Beleuchtung kaum ertragen würden.

Aus obigen Betrachtungen geht also hervor, daß die gesamten heliotropischen Krümmungen sich in einfachster Weise erklären lassen, wenn, was das Mittelfeld des statischen Apparates betrifft, Rechnung getragen wird mit den von Oltmanns erhaltenen Versuchsergebnissen, daß die freilebenden Zellen stets die ihnen am meisten zusagende Lichtintensität aufsuchen und sich demnach dem Lichte entweder zu- oder abwenden.

Ganz dasselbe mag ebenfalls für den Transversal-Heliotropismus gelten, weil bei sehr kräftigem Sonnenschein verschiedene transversal-heliotropische Blätter sich nicht mehr senkrecht zum einfallenden Lichtbündel stellen, sondern schief stehen, oder selbst ihre Ränder der Sonne zuwenden. Die „Linsenzellen“ suchen dabei dann offenbar ebenfalls den optimalen, nicht aber den maximalen Lichtreiz auf.

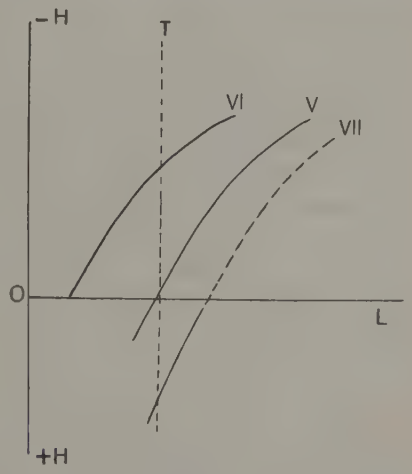


Fig. 6.

Wenn ein vertikal gewachsener Stengel während einiger Zeit einseitig beleuchtet wird und sich demnach gekrümmt hat, so geht, wenn die Pflanze verdunkelt wird, die Krümmung vorerst ein wenig weiter, doch kehrt bald nachher um, so daß nach einiger Zeit der Stengel wieder gerade wird. Stellt man die Pflanze dunkel, kurze Zeit bevor die Krümmung anfing, so kann diese auch im Dunkeln beginnen, um jedoch bald wieder ausgeglichen zu werden.

Um diese Rückkrümmung ebenfalls und auf Grund unserer Auffassung zu erklären, muß angenommen werden, daß das Mittelfeld, nachdem die Beleuchtung aufgehört hat, wieder in die frühere Lage zurückkehrt, und zwar von selbst, weil Dunkelheit, oder, hier besser gesagt, das Fehlen des Lichtes, nicht als ein Reiz aufgefaßt werden darf. Daher wohl findet, wie bei den Chlorophyllkörnern (vgl. S. 122), die Rückkehr erheblich langsamer statt wie die anfängliche Verschiebung.

Diese langsamere Rückkehr macht also den Eindruck, als wären die Chlorophyllkörner wie elastisch an einer bestimmten Stelle befestigt und würden vom Lichte sozusagen mit Gewalt von dort entfernt, um jedoch nach Verdunkelung gewissermaßen von selbst dahin zurückzukehren.

Ob diese Vorstellungsweise richtig ist, mag dahingestellt bleiben, doch sie erklärt wenigstens die Rückkehr der Körner in die ursprüngliche Lage ohne jede Reizvermittlung. Sie kann jedoch ebensogut beim Heliotropismus die Rückkehr des Mittelfeldes nach aufgehörter Beleuchtung verdeutlichen.

Die Erklärung des Heliotropismus beruht also, wenn wir von unserer Hypothese ausgehen, darauf, daß das Licht auf einen, der Schwerkraft gegenüber in Ruhestellung verkehrenden Pflanzenteil derweise einwirkt, daß der ganze statische Apparat innerhalb der Statocyste sich verschiebt, wobei das Mittelfeld die optimale Lichtintensität aufsucht.

Ein Pflanzenteil nun, in welchem, in dieser oder irgendeiner anderen Weise, der statische Apparat verschoben ist, kann sich der Schwerkraft gegenüber nicht stets in derselben Weise verhalten, wie ein ähnlichen mit nicht verschobenem Mittelfelde, und umgekehrt müßte in bestimmten Fällen ein abweichendes Verhalten darauf hinweisen, daß sich im Schwerkraftorgan tatsächlich etwas geändert hat. Was sich dort dann geändert hätte, wird der Versuch selbstverständlich nicht ausweisen können, aber die Überzeugung, daß sich etwas geändert hat, öffnet schon an und für sich die Möglichkeit, daß das „Etwas" gerade dasjenige ist, was auf Grund unserer Hypothese als verschiebbar angenommen wird, d. h. also das statische Apparat.

Zum experimentellen Nachweis solcher Änderungen innerhalb der Statocyste sollen daher derartige Versuchsanstellungen gewählt werden, in welchen zwei gleiche Stengel, wovon der eine heliotropisch gebogen ist, unter denselben Umständen gebracht werden. Hat die Beleuchtung keine Änderung hervorgerufen, so müssen sich beide Stengel in derselben Weise verhalten, wo nicht, so hat die Beleuchtung den von uns erwarteten Erfolg gehabt und muß eine Krümmung eintreten, deren Richtung von vornherein angegeben werden kann.

Im hiesigen Institut hat Frl. H. Goebel sich in der letzten Zeit damit beschäftigt, diese Vermutungen zu prüfen; ihre Versuche werden in ihrer, nächstens unter dem Titel: „Eenige nieuwe proeven over heliotropie" erscheinenden Dissertation beschrieben werden.

In vier verschiedenen Weisen sind die Versuche ausgeführt worden und dabei hunderte Keimpflanzen benutzt, und es kann jetzt wohl schon gemeldet werden, daß der erwartete Erfolg nirgends ausblieb.

Als Beispiel wird hier nur ein Experiment, aus einer jener Versuchsreihen, beschrieben:

Eine Keimpflanze von Raphanus sativus, etwa 4 cm hoch, gerade gewachsen, wurde morgens 7 Uhr in einer Entfernung von 3 m hinter einem Nordfenster aufgestellt. Um $11^h 5'$ war die heliotropische Krümmung abgelaufen, denn bis $11^h 45'$ änderte sie sich nicht mehr; der gerade gebliebene obere Teil des Hypokotyls, etwa 2 cm lang, machte dann mit der Vertikale einen Winkel von 53^0.

Um $11^h 45'$ wurde die Pflanze im Dunkelzimmer so aufgestellt, daß der obere Teil des Hypokotyls in senkrechte Lage kam. Obwohl ein gerades Hypokotyl sonst, d. h. wenn es nicht gerade vorher beleuchtet wurde, diese Lage unverändert beibehalten hätte, nahm das Hypokotyl in unserem Versuche um etwa $12^h 45'$ seine Krümmung wieder auf, die also schon seit $11^h 5'$ aufgehört hatte, und schlug dabei dieselbe Richtung ein wie zuvor.

Die Bewegung war eine ziemlich schnelle, so daß um $2^h 15'$ der obere Teil des Hypokotyls sich über 32^0 von der Vertikale entfernt hatte. Um $2^h 30'$ etwa trat es jedoch den Rückweg an und stand um $5^h 10'$ wieder senkrecht; um $5^h 30'$ war seine Lage noch unverändert.

Die Temperatur schwankte während des Versuchs zwischen 17^0 und 20^0 C.

Was der Erfolg dieses Versuches sein würde, war zuvor mittels unseres Schemas ausgemacht, in der Weise, wie es die Skizzen in bei-

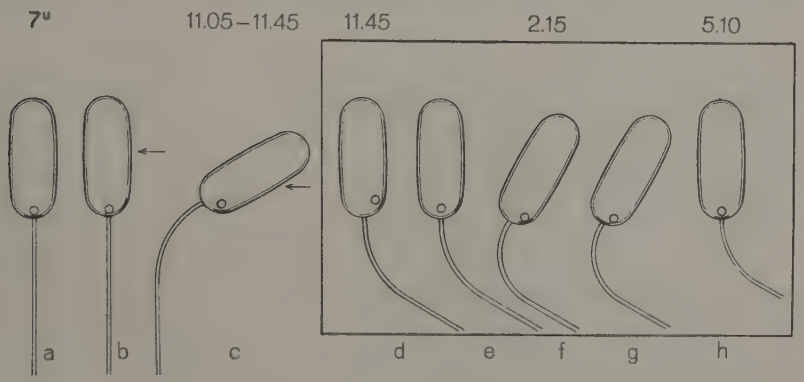


Fig. 7.

gehender Fig. 7 andeuten; erst nachher also wurde der Versuch angestellt, um die Richtigkeit unserer Deduktion zu prüfen. In *a* ist die Pflanze normal senkrecht, in *b* wird das Mittelfeld durch Beleuchtung

zur Seite gezogen und dementsprechend biegt sich, in *c*, das Hypokotyl über nach der Lichtquelle zu und gelangt so in die neue Gleichgewichtslage.

Dann wird die Pflanze dunkel gestellt (der Rahmen um die folgenden Skizzen *d*—*h* möge solches andeuten) und zwar so, daß der obere Teil jetzt senkrecht steht, *d*; die spezifisch schwereren Statolithen sinken hinunter, *e*, so daß jetzt die Lage nicht mehr einem Gleichgewicht entspricht. Um dieses zu erreichen, muß das Hypokotyl sich überbiegen und, wie es die Skizze zeigt, in derselben Richtung als die vorherigen heliotropischen Krümmungen, *f*. Dadurch kommt die Pflanze zum zweiten Male in eine Ruhelage. Da nun jedoch das Mittelfeld seit der Verdunkelung vom einfallenden Lichte nicht mehr zur Seite gezogen wird, kehrt es von selbst wieder in seine ursprüngliche Lage zurück, *g*; dadurch wird das Gleichgewicht zum zweiten Male gestört, und nur durch eine Rückkrümmung wird dann schließlich der definitive senkrechte Stand, *h*, endgültig erreicht.

Versuche, wie der oben beschriebene, sollten nicht zu lange dauern und am besten innerhalb 12 Stunden beendigt sein. Die Ursache liegt darin, daß das Hypokotyl, zumal während der Verdunkelung, ziemlich rasch in die Länge wächst, wobei einerseits neue Statocysten gebildet werden, welche nicht dem vorherigen Einfluß der Beleuchtung unterworfen waren, während andererseits die älteren, beleuchteten, inzwischen wahrscheinlich mehr oder weniger unwirksam geworden sind. Die sonst erwartete Reaktion kann unter diesen Umständen dann nicht mehr völlig eintreten.

Die bisher für den Heliotropismus geltenden Erklärungen waren hauptsächlich die sogenannten „Lichtrichtungs-“ und die „Lichtintensitätstheorien“, bei welchen entweder die Lichtrichtung oder die Lichtintensitätsdifferenzen an Vorder- und Hinterseite des betreffenden Teiles die Hauptrolle spielen sollten. Welche von den beiden Theorien den Vorrang verdiente, wurde noch nicht ausgemacht.

Das Gemeinsame dieser beiden Erklärungen ist die Auffassung, daß, wenn durch die Krümmung die Beleuchtungsverhältnisse an Vorder- und Hinterseite gleich geworden sind, die Wachstumsunterschiede zwischen beiden Seiten aufhören müssen und so die definitive Ruhelage erreicht wird. Die experimentelle Erfahrung, daß Licht das Längenwachstum beeinträchtigt, liegt offenbar letzterer Auffassung zugrunde und es wurde dabei also stillschweigend angenommen, daß das Licht in direkter Weise am Zustandekommen der heliotropischen Krümmungen teilnimmt.

Derselbe Standpunkt wurde, vor 1870, beim Geotropismus der Schwerkraft gegenüber eingenommen, doch wurde er verlassen, zumal als durch Versuche mit Wurzeln die indirekte Wirkung der Schwerkraft, als Reiz also, bei jenen Krümmungen bewiesen wurde.

Was den Heliotropismus anbetrifft, fand bekanntermaßen dasselbe statt um 1880, als Darwin[1]) gezeigt hatte, daß vom Koleoptil von Phalaris und Avena nur die Spitzen den Lichtreiz zu empfangen vermögen, und daß die Krümmung nur in einer darunterliegenden Zone stattfindet. Auch hier war so die indirekte Wirkung, wiederum durch Reizvermittlung, nachgewiesen.

Trotzdem die beiden bisherigen Erklärungen also mit letzteren Ergebnissen in Streit waren, hatte man sich in jenen Theorien doch von der veralteten Auffassung des direkten Einwirkens von Licht beim Heliotropismus nicht losmachen können und daher wohl kam der Gedanke nicht auf, daß es sehr gut möglich wäre, daß eine allseitige Beleuchtung zwar das allseitige Wachstum beeinträchtigt, doch daß einseitige Beleuchtung, schon für sich allein, die heliotropische Krümmung bewirken könnte, so daß bei der Lichtwirkung zwei gänzlich getrennte Wirkungen auftreten könnten.

Die Blaauwsche Auffassung, daß die „Lichtwachstumsreaktion" für sich die ganze Lösung der Heliotropismusfrage beherrsche[2]), muß daher unbedingt unrichtig sein, und zwar schon darum, weil sie mit dem Nachweise, daß dabei unzweifelhaft eine Reizwirkung im Spiel ist, keine Rechnung trägt.

Außerdem ist es von vornherein wahrscheinlich, daß die Beleuchtung das Längenwachstum erst bei ziemlich hohem Lichtgenuß merkbar beeinträchtigt, und daß die heliotropischen Krümmungen, welche selbst bei Anwendung so schwacher Beleuchtung, wie z. B. Darwin sie öfters gebrauchte, (z. B. 4 M. von einer so schwachen Lampe, daß in dieser Entfernung die Ziffern auf dem Ziffernblatte einer Taschenuhr nicht zu unterscheiden waren), stattfinden, von deren unmittelbaren Einwirkung gewiß gar keine Störung empfinden.

Der hier entwickelte Erklärungsversuch beruht, im Gegensatz zu den früheren, völlig auf der Erwägung, daß der Heliotropismus eine reine Reizbewegung ist; er hat außerdem den Vorteil, daß in allen Fällen positiver ebensogut wie negativer Heliotropismus in derselben Weise, also ohne jede Nebenhypothese oder ohne Betrachtungen über

1) The power of movements in plants, London 1880, p. 455ff.

2) Licht und Wachstum III. Mededeelingen van de Landbouw-Hoogeschool te Wageningen 1918, Bd. XV, S. 179.

Durchlässigkeit und Brechung des Lichtes, innerhalb des beleuchteten Pflanzenteiles usw. erklärt werden, was durch die bisherigen Theorien nicht zu erreichen war.

Eine Erklärung vom Heliotropismus durch Annahme von Wuchsstoffen, welche aus der beleuchteten Zone in die wachsende Zone wandern würden, bezieht sich nur auf die Art und Weise, wie die Krümmung schließlich ausgeführt wird; da hier dagegen nur über die erste Veranlassung, welche zum Heliotropismus führt, über die Reize, gesprochen wird, so fällt dieser Gegenstand außerhalb des Zieles, das hier gestellt wurde. Selbst jedoch wenn angenommen wird, daß die Reizleitung auf einem Stofftransport beruht, kann diese Annahme nur dann zu einer befriedigenden Erklärung vom Heliotropismus führen, wenn zu gleicher Zeit annehmlich gemacht wird, durch welche Wirkung dieser Stoff das eine Mal an der Lichtquelle zugekehrten, das andere Mal an der gerade gegenüberliegenden Seite entlang geführt wird.

Ein ähnliches Bedenken läßt sich ebenfalls gegen die bisher geltenden Erklärungen des Geotropismus erheben; selbst bei den Erklärungen von Noll, Haberlandt und Nemec, in welchen doch die Statocysten als die perzipierenden Zellen betrachtet werden, fehlt es an jeder Einsicht, warum die von diesen ausgehende Reizleitung das eine Mal nach unten, das andere Mal nach oben und, beim Lateral-Geotropismus, nach links oder rechts stattfindet. Vollständig sind selbst diese Erklärungen, daher denn auch keinesfalls.

b) Andere Reize.

Neben dem Geotropismus und Heliotropismus werden noch verschiedene weitere Tropismen erwähnt, welche wieder anderen Reizen zugeschrieben werden; so kennt man: Hydrotropismus, Chemo-, Thermo-Rheo-, Galvano-, Traumatropismus usw. Bei diesen handelt es sich ebenfalls um Krümmungen, welche das eine Mal in der einen, das andere Mal in der entgegengesetzten Richtung ausgeführt werden, je nach der Art und Intensität des Reizes und der Art des Pflanzenteiles.

Bevor ein Versuch zur Erklärung jeder dieser Tropismen gemacht werden kann, muß zuerst festgestellt werden, ob eine wirkliche Reizkrümmung vorliegt oder nicht. In ersterem Falle wird der von außen kommende Einfluß auf bestimmte Sinneszellen (möglicherweise ebenfalls auf die Statocysten) wirken wüssen, welche dann ihrerseits die Vorbereitung zur Krümmung einleiten, während in letzterem Falle der äußere Faktor seinen Einfluß unmittelbar auf die wachsenden Zellen ausüben würde.

Nur die ersteren, reinen Reizbewegungen würden in den Rahmen unserer Beobachtungen hingehören.

Die hier so notwendige Entscheidung über jene Frage ist jedoch sehr schwierig zu geben. Die Krümmungen jetzt werden zwar alle als Tropismen bezeichnet, durch welche Benennung sie also scheinbar dem Geotropismus und dem Heliotropismus physiologisch gleichgestellt werden, doch bei genauer Betrachtung sind die betreffenden Untersuchungen kaum genügend, um diese Ähnlichkeit zu beweisen.

Die Ursache davon mag einesteils darin liegen, daß bisher keine Veranlassung da war, diese Frage so ganz scharf zu stellen wie es hier geschehen muß, weil das Hauptziel jener Untersuchungen vielmehr war, zu konstatieren, ob unter jenen veränderten äußeren Umständen Krümmungen überhaupt auftreten, als die Frage nach ihrer reiz-physiologischen Bedeutung zu beantworten.

Andererseits werden solche Untersuchungen durch den ganz besonderen Umstand erschwert, daß die Versuche fast ausschließlich mit Wurzeln vorgenommen wurden, wobei diese dann entweder in feuchter Luft oder in Wasser kultiviert werden müßten. Nun ist es jedoch bekannt, daß jene unter beiden Umständen, und zumal im Wasser, sich so sehr abnormal verhalten, daß sie eigentlich als fast vollkommen unzuverlässig betrachtet werden müssen.

Alles zusammengenommen kann also von keinen der zuletzt genannten Tropismen gesagt werden, daß es feststeht, daß sie nur durch Reizung von speziellen Sinneszellen zustande kommen, so daß sie hier nicht weiter besprochen zu werden brauchen.

Abschnitt III.

Gemischte Bewegungen.

Die in meiner früheren Arbeit[1]) vorgeschlagene Einteilung der Pflanzenbewegungen in „Zwang"- und „Suchbewegungen" berulte (S. 29) nicht nur darauf, daß bei ersteren die Art der Bewegung stets zunächst vom anatomischen Bau abhängig und daher von vornherein vorgeschrieben ist, doch außerdem darauf, daß sie ausschließlich durch einmalige Einwirkung gröberer Reize (Berührung und Stoß, allgemeiner Temperatur- und Lichtwechsel, galvanische und chemische Eingriffe usw.) veranlaßt werden, während die „Suchbewegungen" nur durch

1) Eine neue Einteilung der Pflanzenbewegungen. Flora 1927, Bd. 122, S. 1—32.

fortwährendes Eingreifen feinerer Reize (Schwerkraft und Licht) zustande kommen.

Von den letzteren wurden dann im ersten Teile dieser Arbeit solche besprochen, bei welchen nur die Schwerkraft tätig ist (I, S. 242—261 und 263—285) und weiter hier (II, S. 120—132) solche, bei welchen das Licht modifizierend auf den Schwerkraftapparat einwirkt. Man könnte daher sagen, daß diese ersteren durch einen einzigen der feineren Reize zustande kommen, d. h. nur durch Schwerkraft, letztere dagegen durch Zusammenwirken der beiden feineren Reize.

Nur der Transversalheliotropismus beruht offenbar auf Lichtreiz allein und wurde ebenfalls schon früher besprochen (I, S. 261).

Nicht alle bekannten Bewegungen konnten jedoch in diesen Gruppen untergebracht werden sodaß die Übrigen in eine gesonderte Gruppe einen Platz finden müßten; diese umfaßt solche Krümmungen, welche durch Zusammenwirken von einem gröberen und von einem feineren Reiz zustande kommen; als feinerer Reiz wirkt hierbei, soweit bekannt, stets und nur die Schwerkraft.

In der nachfolgenden Übersicht müssen die betreffenden Untersuchungen etwas ausführlicher besprochen werden. Ihre Einteilung geschieht nach der Art der gröberen Reize, welche dabei eine Rolle spielen.

1. Temperaturwechsel.

a) Stengel.

Schon längst ist es bekannt, daß die geotropische Reaktion der Stengel einer selben Pflanze nicht immer die gleiche ist, und daß es solche gibt, bei welchen diese vom Temperaturwechsel der Umgebung stark beeinflußt wird.

Diese Erscheinung wurde von Vöchting ausführlicher untersucht, zuerst für die Blütenstiele von Anemone stellata[1]), später bei den vegetativen Sprossen von Mimulus Tilingii[2]); sie kommt jedoch, nach ihm, auch sonst ziemlich verbreitet im Pflanzenreich vor, hauptsächlich wohl bei Pflanzen der kälteren Gegenden.

Die Krümmung dieser Anemone, welche im Blütenschaft unter dem Involucrum sowie im Blütenstiel darüber stattfindet, schließt sich der bekannten Krümmung des Blütenstieles von Papaver (vgl. auch I, S. 268) vollkommen an und muß wohl derselben Ursache zugeschrieben

1) Über den Einfluß der Wärme auf die Blütenbewegungen von Anemone stellata. Jahrb. f. wiss. Bot. 1889, Bd. 21, S. 285ff.

2) Über den Einfluß niedriger Temperatur auf die Sproßrichtung. Ber. d. d. bot. Ges. 1898, Bd. 16, S. 37ff.

werden. Doch ist solches nur der Fall, bis die Blüte sich öffnet, denn während Papaver nachher die aufgerichtete Lage beibehält, schließt die Anemone-Blüte sich am Abend wieder und nimmt zugleich die hängende Schlafstellung an. Am Morgen erhebt sie sich aufs neue und öffnet sich, und dieses Sicherheben- und senken, zusammen mit Öffnen und Schließen, geschieht täglich immer wieder, bis zum Verblühen. Inzwischen wächst Blütenschaft und Blütenstiel stark in die Länge, zuweilen von etwa 8—10 cm bis 20—30 cm.

Beim Suchen nach der Bewegungsursache stellte es sich alsbald heraus, daß, obwohl die Krümmungen stets in einer senkrechten Ebene stattfinden, die Schwerkraft nicht die eigentliche Ursache darstellte, und zwar weil jene Bewegungen nur unter ganz bestimmten äußeren Umständen auftreten: beim künstlichen Sinken der Temperatur, nämlich tagsüber von 18° auf 7°, und trotz gleichbleibenden äußeren Einflüssen, wie Licht und Feuchtigkeit, schlossen sich die Blüten sehr bald und die Stiele krümmten sich nach unten. Wenn dagegen abends Blüten, nachdem die Abwärtskrümmung und das Schließen schon eingetreten war, allmählich auf 20° erwärmt wurden, trat alsbald die Geradestreckung der Stiele auf und öffneten sich die Blüten wieder, diese beiden Vorgänge fanden immer zu gleicher Zeit statt, waren aber nicht direkt voneinander abhängig, so daß sie wohl von einer selben Veranlassung hervorgerufen werden.

Zusammenfassend hebt Vöchting (l. c. S. 296) dann hervor, daß es nur von der Temperatur der Umgebung abhängt, ob die Blüte geöffnet oder geschlossen ist und in welcher Weise Blütenschaft und Blütenstiel auf den Schwerkraftreiz reagieren.

Die nähere Untersuchung von Mimulus ließ ein etwas abweichendes Verhalten erkennen. Was den Einfluß der Wärme anbetrifft (S. 42 ff), beobachtete Vöchting, daß im Frühjahr, vor und bei Beginn der Blütezeit, die Laubsprosse bei hoher Temperatur senkrecht aufwärts, bei niedriger dagegen in horizontaler oder in abwärts geneigter Sichtung wachsen. Beim Überbringen von Pflanzen aus der Kälte in eine wärmere Umgebung oder umgekehrt treten ebenfalls dieselben Änderungen in der Wachstumsrichtung ein. Die Biegungen finden dabei ausschließlich in der wachstumsfähigen Zone statt.

Auffallend war dabei zuerst, daß nur die vertikalstehenden Sprosse Blüten trugen, so daß Pflanzen, die bei fortwährender niedriger Temperatur also nur horizontale Sprosse bildeten, dann auch nie blühten. Zweitens war auffallend, daß diejenigen kriechenden Sprosse, welche

erst nach dem Blühen entstanden waren, ihre horizontale oder abwärts gerichtete Wachstumsrichtung beibehielten, auch bei Sommertemperatur.

Das Verhalten mehrerer skandinavischer Pflanzen wurde, ebenfalls der Temperatur gegenüber, später von Lindforss[1]) untersucht, wobei sich sehr viele Stengel bei niederer Temperatur transversal-geotropisch, bei höherer dagegen negativ-geotropisch erwiesen.

Die zarten Achsen junger Pflanzen von Holosteum umbellatum z. B. liegen bei niedriger Temperatur an dem Boden angeschmiegt; werden sie dann einer Temperatur von 20—25° C ausgesetzt, so krümmen sich die Spitzen alsbald und nach 1½—2 Stunden hat das oberste Internodium sich schon ganz senkrecht erhoben. Die Krümmung schreitet dann abwärts gegen die unteren Internodien vor, so daß nach 24 Stunden der ganze Stengel die Vertikalstellung einnimmt. Die Aufwärtskrümmung folgt in ihrem ganzen Verlaufe dem normalen geotropischen Krümmungsschema; bei höheren Temperaturen treten selbst Überkrümmungen auf. Werden solche Kulturen wieder ins Freie gebracht, bei 2—5° C, so sind nach einiger Zeit, 2—4 Tagen, die Stengel wieder meistens horizontal geworden. Die langsame Rückkrümmung muß wohl, gänzlich oder teilweise, der niedrigen Temperatur zugeschrieben werden.

Auffallend war bei der Rückkrümmung jedoch, daß jetzt die Bewegung (wenigstens bei jüngeren Individuen), nicht wie zuvor, an der Spitze, doch hauptsächlich in den untersten Internodien stattfand.

Das Maß der Aufrichtung scheint außerdem jedesmal der Größe der Temperaturänderung ziemlich genau zu entsprechen, so daß Lindforss (S. 355) denn auch meint, daß horizontal wachsende Holosteum-Stengel innerhalb gewisser Grenzen auf jede Temperatursteigerung mit einem gewissen Ausschlag über die Horizontale antworten.

Veronica hederaefolia zeigte übrigens eine ganz besondere Erscheinung, welche, von dem Verhalten sonstiger Pflanzen abweichend, vielleicht auch der niedrigen Temperatur zugeschrieben werden muß (S. 263). Wenn man einen, bei niedriger Temperatur horizontal wachsenden Sproß über 180° tordiert, so daß die Unterseite oben zu liegen kommt, so krümmt nach höchstens 2 Tagen die Spitze sich hakenförmig aufwärts und zurück, wodurch die Oberseite wieder nach oben gewendet wird; dieses entspricht also dem normalen Verhalten, welches auch hier vorher (I, S. 249) besprochen wurde. Das Abweichende besteht jedoch darin, daß nach wiederum 2 Tagen die Hakenkrümmung wieder zurückgeht

---

1) Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, S. 343.

und der Stengel alsdann, die Oberseite nach unten gekehrt, weiter wächst. Abgeschnittene Stengel geben nicht immer dieses Resultat.

b) Blätter.

Die Lage der Blätter, deren Orientierung meistens auf Schwerkraftreiz beruht (vgl. I, 250), scheint jedoch bisweilen ebenfalls je nach der Temperatur verschieden zu sein, wenigstens wird für einzelne Pflanzen angeführt, daß sie ihre im Spätherbst entstehenden, grundständigen Blätter dem Boden dicht anschmiegen, doch daß diese sich bei höherer Temperatur mehr oder weniger erheben[1]). Blätter von Bellis perennis z. B. nahmen, nachdem sie einige Wochen im Gewächshause verweilt hatten, bei 15°—20° C, selbst genau die senkrechte Lage an. Wille und auch Vöchting[2]) schreiben die Abwärtskrümmung einem erhöhten Wachstume der Blattoberseite, der Unterseite gegenüber, zu, wozu also die Temperaturerniedrigung die Veranlassung bilden würde. Genügend untersucht sind diese Erscheinungen bisher jedoch nicht; doch weil es dabei stets Stellungsveränderungen in der Vertikalebene betrifft, sollten sie ebenfalls zu den hier in Rede kommenden Bewegungen gerechnet werden.

c) Seitenwurzeln erster Ordnung.

Schon früher (I, S. 254) wurden die Seitenwurzeln erster Ordnung erwähnt in bezug auf die Konstanz des Winkels, welchen sie mit der Lotlinie bilden (Grenzwinkel).

Es hat sich nun herausgestellt, daß dieser Grenzwinkel ebenfalls unter dem Einfluß von Licht und Temperatur steht. Letzterer Faktor wurde jedoch kaum untersucht, doch meinte Sachs[3]) aus gelegentlichen Beobachtungen ableiten zu dürfen, daß eine erhebliche Steigerung der Temperatur ein steileres Herabwachsen zur Folge hatte.

Stahl[4]) konnte diese Erfahrung bestätigen, doch widmete er ihr sonst ebensowenig besondere Aufmerksamkeit.

---

1) Wittrock, Bot. Centralblatt 1883, Bd. 16, S. 350.
B. Lidforss, Über den Geotropismus einiger Frühjahrspflanzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 1903, Bd. 38, S. 361.

2) Über den Einfluß niedriger Temperatur auf die Sproßrichtung. Ber. d. d. bot. Ges. 1898, Bd. 16, S. 51.

3) Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arbeiten Bot. Inst. Würzburg, 1874, I, S. 624.

4) Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. d. bot. Ges. 1884, II, S. 396.

2. Lichtwechsel.

Gleich wie Temperaturwechsel kann auch allgemeiner Beleuchtungswechsel bei verschiedenen Pflanzenteilen Krümmungen veranlassen, welche ebenfalls stets in der Vertikalebene erfolgen.

a) Stengel.

Von den Sprossen von Erodium cicutarium hat Vöchting[1]) gezeigt, daß ihre Richtung mit der Beleuchtungsintensität wechselt: bei schwacher Beleuchtung sind sie positiv-, bei intensivem Lichte dagegen negativ-heliotropisch. Die dabei stattfindenden Krümmungen vollziehen sich nur in den Knoten, weil ihre Internodien steif sind und daher gerade bleiben.

Die Stolonen von Glechoma hederacea, sowie auch die kriechenden Stengel von Lysimachia Nummularia, verhalten sich, nach den Untersuchungen von Frank und später auch von Oltmanns[2]), in derselben Weise, denn sie erheben sich auch im Dunkeln und legen sich bei genügend intensiver Beleuchtung nieder. Was letztere Pflanze anbetrifft, wird angegeben, daß der Zusammenhang zwischen Intensität der Beleuchtung und der Richtung des Stengels ein so genauer ist, daß jeder Lichtintensität sozusagen eine bestimmte Lage des Sprosses entspricht, genau dasselbe also, was oben (S. 136) für Holosteum, doch dort der Temperatur gegenüber, erwähnt wurde.

Oltmanns hebt weiter hervor, daß das Sichlegen von aufgerichteten Sprossen in anderen Regionen stattfand, als die positiv-heliotropische Krümmung (S. 26). Die letztere blieb nämlich häufig in den oberen jüngeren Regionen sichtbar, während in den etwas älteren Zonen die Krümmung einsetzte, die zur Horizontalstellung führte.

Diese Stengel scheinen also ebenfalls (wie z. B. die Blütenstiele von Papaver, vgl. I, S. 270) an zwei verschiedenen Stellen auf den geotropischen Reiz zu reagieren.

b) Rhizome.

Auch die Wachstumsrichtung von Rhizomen kann durch den Einfluß wechselnder Beleuchtung eine Änderung erleiden. Stahl[3]) war der erste, der dieser Erscheinung seine Aufmerksamkeit widmete; er untersuchte dabei die Rhizome von Adoxa moschatellina, von Circaea Lutetiana und von Trientalis europaea.

1) Die Bewegung der Blüten und Früchte. 1882, S 161.

2) Über positiven und negativen Heliotropismus. Flora 1897, Bd. 83, S. 23, 25.

3) Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. d. bot. Ges. 1884, Bd. 2, S. 383.

Wenn ihre Ausläufer ausgegraben und bei ziemlich kräftigem Lichte weiter kultiviert werden, so verändern sie ihre Wachstumsrichtung und wachsen je nach der Intensität des Lichtes schief oder auch senkrecht abwärts. Die Lichtrichtung ist dabei ohne jeden Einfluß, wie durch spezielle Versuche, in welchen Spiegel benutzt wurden, festgestellt wurde, so daß hier wiederum allseitige Steigerung der Beleuchtung als die Veranlassung der Krümmung betrachtet werden muß. Im Sommer wird die senkrechte Richtung bei Adoxa selbst schon in einigen Stunden erreicht. Bei darauffolgender Verdunkelung geht jedoch die Neigung, hinunterzukrümmen, auffallenderweise nicht gleich wieder verloren, denn nachdem solche Ausläufer wieder horizontal gestellt sind, wachsen sie dennoch wieder hinunter; nur nach länger anhaltender Verdunkelung (z. B. 36 Stunden bei höherer Temperatur) kehren sie wieder in die horizontale Lage zurück. Wird der Versuch mit derselben Pflanze wiederholt, so wird wieder die senkrechte Stellung innerhalb weniger Stunden erreicht und kehrt dann, nach Verdunkelung, jedoch wieder nur sehr langsam, in die horizontale zurück.

Nach unserer Vorstellungsweise würde die allseitig gesteigerte Lichtintensität im Rhizom das der unteren Längsseite der Statocysten anliegende Mittelfeld (vgl. I, S. 246) veranlassen, nach der oberen Querwand überzusiedeln, was dann offenbar ziemlich schnell vor sich geht. Wenn dann nachher, nach stattgefundener Verdunkelung, das Rhizom zuerst fortwährend gerade hinunterwächst und erst nur sehr langsam die Fähigkeit zurückbekommt, sich hinunterzukrümmen, so könnte man daraus schließen, daß die Rückbewegung des statischen Apparates im Dunkeln also sehr viel langsamer verläuft als die erste Verschiebung, die durch Lichtreiz stattfand. Dieses stimmt nun in höchst auffallender Weise überein mit dem, was bei der Lageänderung der Chlorophyllkörner direkt beobachtet wird und was ebenfalls beim positiven Heliotropismus angenommen wurde (vgl. oben, S. 122, 127). Außerdem müßte dieses darauf hinweisen, daß unter jenen Umständen auch in den Statocysten dieser Rhizome tatsächlich etwas verschoben wird, und zwar gerade in der Richtung, wie unsere Erklärungsweise es verlangt; dann liegt es aber außerdem vor der Hand, zu vermuten, daß der verschobene Teil des Protoplasten eben der für den Druck der Stärkekörner empfindliche Teil, also z. B. unser statischer Apparat, sein müßte.

c) Seitenwurzeln erster Ordnung.

Die Seitenwurzeln erster Ordnung, welche stets unter einem bestimmten Winkel mit der Vertikalen hinunterwachsen, sind, was diese

Wachstumsrichtung anbetrifft, auch für Licht empfindlich, insoweit nämlich, daß es die Größe des sogenannten Grenzwinkels ändert. Dieses ist um so auffallender, als die Wurzeln unter normalen Verhältnissen sich doch immer im Dunkeln entwickeln und es sich hierbei nicht um irgendeine Art von Anpassung handeln kann.

Die Untersuchungen von Stahl[1]) haben diesen Einfluß zum ersten Male festgelegt; sie ergaben, daß Beleuchtung von bisher im Dunkeln, hinter Glas, wachsenden Seitenwurzeln erster Ordnung eine oft sehr ansehnliche Verkleinerung des Grenzwinkels zur Folge hatte (z. B. im Mittel von neun Beobachtungen bei Phaseolus von 80° auf 26°). Eine Pflanze, bei welcher eine der Seitenwurzeln im Lichte ihren Grenzwinkel von 60° auf 25° verkleinert hatte, wurde dann über 180° gedreht, so daß dann die Spitze der Hauptwurzel nach oben gerichtet war; nachher bog die Seitenwurzel sich dann hinunter und nahm dabei nochmals den Grenzwinkel von 25° an. Hieraus würde sich also ergeben, daß das Licht tatsächlich im Organ der Schwerkraftperzeption etwas verschoben hätte.

d) Blätter.

Die durch Lichtwechsel hervorgerufenen Lageänderungen der Blätter gehören zu den meist bekannten Bewegungen, da sie durch den steten Wechsel von Tag und Nacht hervorgerufen werden. Schon von Linné wurden sie mit dem Namen „Schlafbewegungen“ belegt.

Die allgemeine Vorstellung, daß die Blätter, welche zur Ausführung von Schlafbewegungen geeignet sind, nur beim Sinken und beim Steigen der Lichtintensität, also nur abends und morgens, ihre Lage zum Horizont ändern, trifft ebensowenig zu, als die Meinung, daß solche Blätter auch immer abends zusammenschlagen und sich morgens wieder ausbreiten.

Was den ersten Punkt anbetrifft, hat Darwin[2]) gezeigt, daß schlafende Blätter öfters den ganzen Tag in Bewegung sind, sich stets heben und senken und dabei bisweilen innerhalb 24 Stunden mehrere langgezogene Ellipsen beschreiben; nur die Abendsenkung ist stets am tiefsten, die Morgenhebung am höchsten.

Was den zweiten Punkt angeht, so schlafen die Blätter abends nur dann, wenn sie tagsüber mit genügender Intensität beleuchtet wurden[3]); außerdem treten die Bewegungen nicht auf, wenn die Temperatur der Umgebung eine zu niedrige ist. Alle Schlafbewegungen haben unter

1) Einfluß des Lichtes auf den Geotropismus einiger Pflanzenorgane. Ber. d. d. bot. Ges. 1884, Bd. 2, S. 383.

2) On the power of movement in plants. London 1880, S. 317ff.

3) Darwin, l. c. S. 319.

sich dieses gemeinsam, daß die Blattscheiben dabei in eine vertikale Lage geraten, während außerdem nicht selten die Blattstiele sich heben, wodurch die ganze Pflanze einen sehr viel geringeren Umfang annimmt. Ob dieses geschieht, um die Ausstrahlung zu verringern und dadurch Frostgefahr zu vermeiden, oder um, wie Stahl meint, die Betauung der Blattfläche zu verhindern, mag dahingestellt bleiben, weil diese Frage mit dem Zweck dieser Abhandlung in keiner Verbindung steht

Sehr kräftige Besonnung kann weiter den sogenannten Tagesschlaf hervorrufen, bei welchem die Blattflächen sich ebenfalls vertikal stellen; sie bewegen sich dabei entweder in derselben Richtung als beim Nachtschlaf, oder in der gerade entgegengesetzten Weise.

Nachdem Pfeffer[1]) gezeigt hatte, daß bei verschiedenen Pflanzen die Schwerkraft bei dem Zustandekommen der Schlaf- und Wachstellung von großem Einfluß ist, hat Fischer[2]) mit Hilfe des Klinostaten, zwecks Ausschalten der Einwirkung der Schwerkraft, mehrere andere Pflanzen untersucht. Er konnte dabei konstatieren, daß zwei Gruppen von Nyctitropen zu unterscheiden wären: erstens die sogenannten Autonyctitropen, welche ihre üblichen Schlafbewegungen auch auf dem Klinostaten ausführen, und zweitens die sogenannten Geonyctitropen, bei welchen diese Bewegungen auf dem Klinostaten unterbleiben.

Stahl[3]) bemerkte zu dieser Einteilung jedoch: erstens, daß es Pflanzen gibt, wie Portulacca und Myriophyllum, wobei die Spreiten sich einfach über die Stengelspitzen hinüberneigen und so die Pflanzen beschützen, welches auch die Stengelrichtung sei; Darwin erwähnt ein ebensolches Verhalten (l. c. S. 385) für Nicotiana glauca. Bei diesen könnte die Schwerkraft also überhaupt keine Rolle spielen, sie wären demnach etwa mit dem Öffnen und Schließen der Blüten usw., also etwa mit dem, was wir hier „Zwangsbewegungen“ nennen würden, zu vergleichen.

Zweitens bemerkt Stahl, daß die Autonyctitropen die Schlafbewegung zwar ohne Mitwirkung der Schwerkraft zur Ausführung bringen, doch daß diese Blätter darum noch nicht gänzlich unempfindlich für diesen Reiz sind. Die Blättchen von Oxalis z. B. schlagen zwar abends zusammen, immer in derselben Weise, welches auch die Richtung sei, welche dem Blattstiele aufgezwungen wird, so daß sie dabei öfters nicht in die Vertikalstellung gelangen können. Demgegen-

1) Periodische Bewegungen der Blattorgane. 1875, S. 138ff.

2) Über den Einfluß der Schwerkraft auf die Schlafbewegungen der Blätter. Bot. Zeitg. 1890, S. 673ff.

3) Über den Pflanzenschlaf und verwandte Erscheinungen. Bot. Zeitg. 1897, S. 10.

über stellt Stahl, daß nicht senkrecht stehende Blattstiele, welche nicht in ihrer Bewegung gehindert werden, sich im oberen Teil geotropisch senkrecht erheben, so daß die Blättchen beim Schlaf dennoch in der vertikalen Lage zu liegen kommen.

Dieses letztere steht jedoch offenbar mit der eigentlichen Schlafbewegung in keiner Beziehung, weil der Schwerkraftreiz doch überall im Pflanzenreich dazu dient, eine durch Umstände geänderte Lage wieder zur ursprünglichen, normalen, zurückzubringen, um, und darauf kommt es hier doch an, allen Seitenorganen, wie Blätter, Blüten und Früchte usw., so Gelegenheit zu geben, dennoch, und zwar in ganz normaler Weise, die vorgesehenen Bewegungen auszuführen. Ein horizontal gelegter Blütenstand, von Aconitum z. B., krümmt sich auch an der Basis negativ geotropisch empor, obwohl jede der Blüten imstande ist, durch eigene Krümmung, in die erforderte Lage zurückzukehren (vgl. I, S. 257). So auch krümmt sich der Stiel einer noch jungen, schiefgestellten Tulpe an der Spitze senkrecht empor, welches Beispiel sich wohl noch besser mit schlafenden Blättern von Oxalis vergleichen läßt; dann gelangt die Blüte sich also wieder in normaler Lage, obwohl auch eine schief oder selbst wagerecht gestellte Knospe sich ebenso gut und genau in der üblichen Weise, öffnet und schließt.

Die Einteilung der Schlafbewegungen nach Fischer könnte demnach gehandhabt bleiben, weil die Schlafstellung selber bei verschiedenen Pflanzen tatsächlich das eine Mal mit, das andere Mal ohne Mitwirkung des Schwerkraftreizes erreicht wird.

Daß auch diese Schlafbewegungen durch die Annahme, daß der Wechsel der Lichtintensität eine Änderung der Lage der statischen Apparate veranlaßt, zu erklären sind, braucht wohl nicht näher auseinandergesetzt zu werden, obwohl die dazu notwendigen Verschiebungen wohl nicht stets dieselben sein können.

3. Verletzung.

Auch unter dem Einfluß von Verletzungen können Krümmungen in benachbarten Teilen auftreten, welche ohne diesen nicht entstanden wären. Da auch diese Krümmungen stets in einer vertikalen Ebene stattfinden, liegt es vor der Hand, wiederum anzunehmen, daß die Verletzung zwar den eigentlichen Anlaß zur Bewegung bildet, doch diese vom Anfang bis zum Ende vom Schwerkraftreiz reguliert wird. Weil diese schon längst bekannten Erscheinungen bisher als Beweis aufgefaßt wurden, daß ein gewisser innerer Zusammenhang zwischen den verschiedenen Gliedern einer Pflanze besteht, wurden sie zu den sogenannten

Korrelationen gerechnet. Lokales Absterben, sowie sonstige Wachstumsstörungen wirken wie Verletzungen.

a) Stengel.

Das bekannteste Beispiel dieser Krümmungen zeigt sich an den jüngeren Seitenzweigen: wenn die Stengelspitze abstirbt, entfernt oder sonst in ihrer normalen Entwicklung gehemmt wird (z. B. durch Eingipsen). Die verschiedensten Pflanzen können dieses Verhalten zeigen, doch tritt es wohl bei vielen Koniferen am deutlichsten auf.

Wenn von Abies excelsior z. B. die Endknospe oder der Gipfeltrieb verloren geht, wird er alsbald ersetzt durch eine der Knospen oder der jungen Zweige, welche zum nächst älteren Wirtel gehören. Nicht nur krümmt dieser sich dann senkrecht empor, doch sein Wachstum wird verstärkt, so daß er zu einer größeren Länge auswächst wie die gleichaltrigen Seitenäste[1]). Daß der Gipfeltrieb inzwischen seine Bilateralität verliert und radiär symmetrisch wird, mag hier nur beiläufig erwähnt werden.

Diese und ähnliche Erscheinungen zeigen, daß horizontal oder schief abstehende Seitenäste, welche diese Lage annehmen unter dem Einfluß des Gravitationsreizes (vgl. I, S. 247, 253), ihre Wachstumsrichtung ändern als Folge der Nichtentwicklung des Haupttriebes. Jene Änderung der Wachstumsrichtung findet immer in der Vertikalebene statt und bleibt also dauernd unterm Einfluß des Schwerkraftreizes.

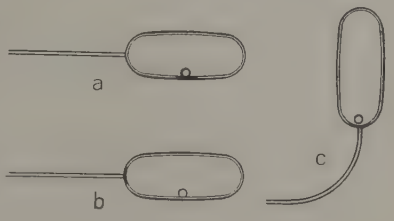


Fig. 8.

Eine Verschiebung des statischen Apparates könnte daher als ihre Ursache angesehen werden, welche dann derweise vor sich gehen sollte, daß das Mittelfeld nach der dem Haupttriebe zugekehrten Querwand übersiedelt, wie es in Fig. 8 verdeutlicht wird. Betreffs der Wahrscheinlichkeit einer Verschiebung, und gerade in der verlangten Richtung, könnte auf die Untersuchungen von Tangl[2]) und Nestler[3]) verwiesen

1) Dieses intensive Wachstum des senkrechten Sproßgipfels könnte wieder als ein Beweis vom fördernden Einfluß des Schwerkraftreizes auf das Längenwachstum aufgefaßt werden (vgl. I, S. 242).

2) Zur Lehre von der Continuität des Protoplasmas im Pflanzengewebe. Sitz.-Ber. d. k. Akademie. Wiss. Wien, I, 1884, Bd. 90, S. 25.

3) Über die durch Wundreiz bewirkten Bewegungserscheinungen des Zellkerns und des Protoplasmas. Sitz. k. Ak. Wiss. Wien, I, 1898, Bd. 107, S. 708.

werden, die gezeigt haben, daß Gewebeverletzungen in den nicht gestörten Zellen eine Anhäufung von Protoplasma veranlassen, innerhalb welcher auch der Kern liegt, und zwar gerade an der, der Verletzung zugekehrten, Seitenwand.

Selbst an Chara-Arten sind ähnliche Erscheinungen zu beobachten, wie die Untersuchungen von Richter[1]) gezeigt haben, und durch mechanische Hemmung des Wachstums, als Eingipsen des Endtriebes, konnten dieselben Folgen hervorgerufen werden; diese Versuche waren außerdem noch besonders interessant, weil sie zeigten, daß nach dem Befreien des Sprosses aus dem Gipse dieser sein eingestelltes Wachstum wiederum unverändert aufnahm. Es war also schon die Wachstumsstörung, welche die geschilderten Erfolge hervorrief, so daß eine Verletzung dazu nicht einmal notwendig war. Durch mikroskopische Untersuchung, wenn nicht bei Chara so dann doch bei Nitella, ließe sich wohl feststellen, ob die Entfernung der Stammesspitze auf die Verteilung von Protoplasma in den benachbarten Zellen tatsächlich denselben Einfluß habe, wie für die höheren Pflanzen beschrieben wurde.

Wenn nun erstens die Versuche ausgewiesen haben, daß auf Verletzung eine Änderung in der geotropischen Reaktion der Seitenzweige folgt, zweitens, daß die mikroskopischen Untersuchungen zeigten, daß ein Ansammeln von Protoplasma in den Zellen an der nach der Verletzung zugekehrten Seite stattfindet, und drittens daß gerade eine Verschiebung des Mittelfeldes nach jener Stelle hin notwendig wäre, um die Reaktionsänderung nach unserer Hypothese zu erklären, so liegt es vor der Hand, anzunehmen, daß es tatsächlich diese Verschiebung ist, welche das Abweichen von der bisherigen Wachstumsrichtung des Seitenzweiges beherrscht. Irgend etwas muß doch unbedingt ihre Lage in den Seitenknospen geändert haben, wenn sie kurze Zeit nach der Verletzung sich emporkrümmen; dieses etwas muß unbedingt im Protoplasten sich vorfinden und dann ist es logisch, auch hier sich wieder zu demselben statischen Apparate zu wenden, welcher hier bisher schon so vielfach zu einem geordneten Begriff der Bewegungsursachen führte.

b) Hauptwurzel.

Obwohl die Veranlassung vorliegen würde, von der Hauptwurzel ein ähnliches Verhalten, wie die Hauptachse es zeigte, zu erwarten, so ist dieses doch nicht der Fall, offenbar weil andere Umstände vorliegen.

---

1) Über Reaktionen der Characeen auf äußere Einflüsse. Flora 1894, Bd. 78, S. 399.

Der Unterschied zwischen beiden liegt darin, daß die Wurzel im allgemeinen sehr leicht neue Seitenwurzeln bildet, weil jede vor einer Xylemspitze liegende Perikambiumzelle sozusagen dazu zu jeder Zeit fähig ist, während im Gegenteil der Stengel nicht imstande ist, neue Knospen zu bilden[1]). Der Stengel muß daher wohl die schon vorhandenen Knospen oder Seitenzweige benutzen, um den Hauptsproß zu ersetzen, während es für die Hauptwurzel viel einfacher ist, diese Aufgabe den neuen Seitenwurzeln aufzutragen, welche stets so leicht entstehen.

Die Versuche von Sachs[2]) geben zu dieser Betrachtung volle Veranlassung, weil sie zeigten, daß Verletzung von der noch jungen Hauptwurzel keine Veränderung in der Wachstumsrichtung der schon vorhandenen Seitenwurzeln erster Ordnung hervorruft, doch daß die neuen, nahe an der Wundfläche gebildeten, von Anfang an eine andere, steilere Richtung wählen. Auf eine Änderung der Lage des Mittelfeldes in schon bei der Verletzung vorhandenen Statocysten kann diese neue Wachstumsrichtung daher nicht zurückgeführt werden, so daß angenommen werden muß, daß die Verletzung veranlaßt, daß in den nachher angelegten Seitenwurzeln das Mittelfeld ihrer Statocysten nicht in einer schiefen Lage der Zellwand gegenüber angelegt wird, wie sonst bei den Seitenwurzeln erster Ordnung (vgl. I, S. 254), sondern wie bei der Hauptwurzel, an der unteren Querwand.

Die wenigen und außerdem teilweise sehr unvollständigen Untersuchungen über die hier als „gemischte Bewegungen“ zusammengefaßten Krümmungen beweisen, wie dürftig bis jetzt unsere Kenntnisse über dieselben noch sind. Die Ursache davon ist unzweifelhaft die, daß sie bis jetzt nur als auf sich selbststehende Bewegungsformen aufgefaßt sind und auch nicht vom Standpunkt der sie veranlassenden Reize betrachtet wurden. Eine eingehendere Untersuchung wäre daher höchst erwünscht und wird gewiß verschiedene neue Fragen hervorrufen.

Schlußbetrachtung.

Die in dieser Arbeit niedergelegten Betrachtungen haben folgendes ergeben:

1. Die neue Auffassung über die Einrichtung und Wirkung der Statocysten, wie sie aus unserer Grundhypothese hervorgeht, eröffnet

1) Vgl. meine Abhandlung: Les sections annulaires de l'écorce et le suc descendant. Annales d. Jard. Bot. d. Buitenzorg 1914, T. 28, p. 88.

2) Über das Wachstum der Haupt- und Nebenwurzeln. Arb. bot. Inst. Würzburg 1874, Bd. I, S. 622.

den Weg, um die verschiedenen „Suchbewegungen", zusammen mit der bisher kaum erklärten festen Orientierung vieler Seitenorgane, unter einen einzigen Gesichtspunkt zu bringen und so die Einsicht in ihre Ursachen erheblich zu vereinfachen.

2. Dieselbe Hypothese gestattet, unter allen Umständen die Bewegungsrichtungen zu erklären und verwickeltere von vornherein zu bestimmen; der Gebrauch des beschriebenen Glasmodelles (vgl. I, S. 239) erweist sich dabei öfters unentbehrlich.

In zwei verschiedenen Fällen wurden vorläufige Versuche angestellt, um bestimmte Bewegungen, welche unsere Auffassungen erwarten ließen, aber sonst noch nicht beobachtet waren, zu prüfen; beide Versuche lieferten eine unzweifelhafte Bestätigung unserer Erwartungen. Der eine Fall (vgl. I, S. 255) bezog sich auf die Richtung der Seitenwurzeln erster Ordnung [1]), die zweite auf den positiven Heliotropismus (II, S. 129).

3. Die zuerst aus historischen Daten abgeleitete Schlußfolgerung, daß für die Pflanze dem Schwerkraftreize eine viel höhere Wichtigkeit zuerteilt werden muß wie jedem anderen Reize, selbst dem des Lichtes (I, S. 288), wird durch die darauffolgenden Betrachtungen in hohem Grade verstärkt, weil sie zeigten, daß die Schwerkraft in der Reizphysiologie selbst eine noch viel umfassendere Rolle spielt, als die bisher bekannten Tatsachen vermuten ließen.

4. Die Einteilung aller Bewegungen würde folgenderweise stattfinden können:

I. Zwangsbewegungen.

II. Suchbewegungen.
   a) Durch Schwerkraft veranlaßte Krümmungen.
   b) Durch Licht veranlaßte Krümmungen.
   c) Durch Schwerkraft und Licht veranlaßte Krümmungen.

III. Gemischte Bewegungen.

Zu diesen einzelnen Gruppen wäre folgendes zu bemerken:

ad I. Die „Zwangsbewegungen" (vgl. Flora 1928, Bd. 122, S. 29 bis 31) stehen unterm Einfluß von einem oder mehreren der gröberen

1) Fortgesetzte Untersuchungen über diesen Gegenstand, seitdem im hiesigen Institut ausgeführt, haben eine noch vollständigere Bestätigung unserer Erwartungen geliefert. Nicht nur, daß, nach Umdrehung um ihre eigene Achse, die schon vorhandenen Seitenwurzeln nicht in Ruhe blieben, was nach der Sachsschen Auffassung zu erwarten war, doch die nachher entwickelten Seitenwurzeln wuchsen sofort in der üblichen Richtung, d. h. der Schwerkraft gegenüber, aus, in welche Lage auch die Hauptwurzel gestellt wurde. Diese und weitere Versuche über dieses Thema werden später beschrieben werden.

Reize, wie sie hier genannt wurden, und als solche werden betrachtet: allgemeiner Temperatur- und allgemeiner Beleuchtungswechsel der Umgebung, Berührung oder Stoß, chemische und galvanische Reize, Verletzung usw.

Jeder dieser Reize für sich kann die Bewegung in vollem Umfange veranlassen und braucht dazu nur ein kurzes Moment zu wirken. Der Effekt des Zusammenwirkens von zwei dergleichen Reizen muß also dem eines einzigen vollkommen gleich sein. Die Ursache dieser Bewegungen möchte hauptsächlich auf Turgorverlust, durch ein momentanes Durchlässigwerden der Vakuolenwand der betreffenden Parenchymzellen an der Konkavseite, beruhen.

ad II. Für das Zustandekommen der zahlreichen „Suchbewegungen" kommen nur zwei Reize, und zwar die beiden feineren, z. B. Schwerkraft und Licht, in Betracht; sie treten entweder allein oder beide zu gleicher Zeit in Wirkung. Die definitive Gleichgewichtslage kommt nur durch ihr fortwährendes Eingreifen während der ganzen Bewegung zustande.

ad II a. Der Schwerkraftreiz für sich allein bewirkt außer allen bisher so genannten geotropischen Krümmungen (positiv, negativ, lateral, transversal) auch die feste Lage der seitlichen Organe, wie Seitenzweige und Seitenwurzeln erster Ordnung, Blätter, Blüten usw., sowie die eventuell von diesen ausgeführten sogenannten autonomen Bewegungen (I, S. 242—257, 263—285).

ad II b. Die transversal-heliotropischen Bewegungen sind die einzigen, welche vom Lichtreiz allein beherrscht werden. Die Haberlandtschen „Linsenzellen" müßten, was die vermutlichen Eigenschaften des reizbaren Teiles des Protoplasten anbetrifft, so sehr mit unserem „statischen Apparat" der Statocysten übereinstimmen, daß es den Gedanken nahelegte, daß die Linsenzellen aus den Statocysten, und zwar zuerst durch Verlust der Statolithen, hervorgegangen sind (I, S. 261).

ad II c. In Abweichung von der bisherigen Auffassung, welche die positiv- und negativ-heliotropischen Bewegungen als nur vom Lichtreiz abhängig betrachtet, wird hier angenommen, daß letzterem nur die Bedeutung zukommt, den statischen Apparat zu verschieben, wodurch eine neue Gleichgewichtslage hervorgerufen wird (II, S. 120—132).

Von Oltmanns mußte für die Phototaxis angenommen werden, daß die lichtempfindlichste Stelle der freibeweglichen Organismen stets diejenige Lichtintensität aufsucht, welche ihr am meisten zusagt (das Optimum) und sich also der Lichtintensität sowie ihrer eigenen Lichtstimmung entsprechend entweder der Lichtquelle nähert oder sich davon

entfernt. Wenn dasselbe auch für die reizbarste Stelle des statischen Apparates, für das Mittelfeld, angenommen wird, so folgt daraus ohne weiteres eine vollständige Erklärung für alle positiv- sowie negativ-heliotropischen Erscheinungen.

Beim Transversal-Heliotropismus mag das Aufsuchen des Lichtoptimums ebenfalls eine Rolle spielen (II, S. 127).

ad III. Die hier zum ersten Male unter dem Namen „gemischte Bewegungen" vorgeführte Gruppe von Krümmungen verdankt ihren Namen dem Umstand, daß sie die einzigen sind, bei welchen ein feinerer und ein gröberer Reiz zusammen wirken; als feinerer Reiz ist stets nur die Schwerkraft tätig. Diese Bewegungen sollen derweise aufgefaßt werden, daß sie ausschließlich durch den gröberen Reiz veranlaßt werden, weil dieser sozusagen den Stoß dazu gibt, wie bei den „Zwangsbewegungen" also, und daß erst dann der Schwerkraftreiz eingreift, welcher fernerhin die Bewegung von Anfang bis zu Ende beherrscht (II, S. 33—66).

Bei den bis jetzt beschriebenen Krümmungen dieser Art bilden nur entweder allgemeiner Temperatur- oder allgemeiner Beleuchtungswechsel, oder schließlich Verletzung die erste Veranlassung. Theoretisch könnte es wohl noch andere, durch sonstige gröbere Reize veranlaßte Bewegungen geben, doch diese scheinen bisher nicht bekannt zu sein, ebensowenig wie solche, wobei das Licht das richtende Agens darstellt.

Bei den verschiedenen Bewegungsgruppen treten also folgende Reize in Wirkung:

bei I : einer oder mehrere der gröberen Reize,
„ IIa : ein feinerer Reiz (Schwerkraft),
„ IIb : ein feinerer Reiz (Licht),
„ IIc : beide feineren Reize zusammen (Schwerkraft und Licht),
„ IIIa : einer der gröberen Reize und ein feiner Reiz (Schwerkraft),
„ IIIb : einer der gröberen Reize und ein feiner Reiz (Licht).

Diese Zusammenfassung zeigt, daß in jenen sechs Gruppen alle überhaupt möglichen Reizkombinationen einen Platz finden. Ebensowenig als es eine siebente Kombination geben kann, ebensowenig kann es daher also eine siebente Gruppe von Reizbewegungen geben, so daß unsere Einteilung unbedingt alle möglichen Reizbewegungen umfassen muß.

Von der letzten Gruppe IIIb sind jedoch bisher keine Beispiele bekannt, und mögen, der untergeordneten Rolle wegen, welche das Licht überhaupt spielt, wohl gar nicht vorkommen, so daß es eigentlich doch nur fünf Gruppen geben würde.

Alles weist somit darauf hin, daß bei den „Suchbewegungen" die Schwerkraft fast stets, das Licht dagegen nur in einzelnen Fällen ein-

wirkt. Außerdem, wenn das Licht für sich allein eine Bewegung veranlaßt, so ist dies nur bei einer verhältnismäßig geringen Anzahl von Pflanzen der Fall, und dann nur weil diese meistens unter bestimmten Verhältnissen leben, zuweilen Waldpflanzen, und weiter, wenn es mit der Schwerkraft zusammenwirkt, spielt das Licht die untergeordnete Rolle, weil es nur mittels der Statocysten seinen Einfluß auf die Richtung der Pflanzenteile auszuüben vermag.

Der Schwerkraft kommt also prinzipiell so sehr die wichtigste Rolle zu, daß man wohl sagen könnte, daß der weitere Fortschritt der Bewegungsphysiologie hauptsächlich von einem tieferen Studium des Gravitationsreizes und seiner Folgen abhängig ist.

Wenn, weiterhin, positiver und negativer Heliotropismus nur mittels der Statocysten zustande kommen, so ist der dabei fortgepflanzte Reiz also der Schwerkraftsreiz, nicht aber der Lichtreiz. Dieses Ergebnis muß die Reizphysiologie ebenfalls in ansehnlichem Maße vereinfachen, weil man es dann mit nur einem Reize zu tun hätte und weil es so mit einem Schlage erklärt wäre, wie es kommt, daß Licht- und Schwerkraftkrümmungen stets dieselben Stellen des Pflanzenteils, die Wachstumszone, und dabei in ganz derselben Weise beeinflussen.

Nur noch beim Transversal-Heliotropismus konnte dann von der Fortleitung eines wirklichen Lichtreizes die Rede sein. Wenn jedoch die „Linsenzellen" nicht eine ganz gesonderte Kategorie der Sinneszellen der Pflanzen darstellen würden und dagegen von Statocysten abzuleiten wären, in der Weise wie oben (I, S. 262) vorgestellt, dann wäre es möglich, daß auch bei diesen das Licht nur durch Druck auf den reizbaren Teil des Protoplasten einwirke, und selbst dieser also als Druckreiz empfunden und geleitet wurde.

Schon Haberlandt hat diesen Gedanken geäußert [1]), indem er schrieb: „Noch größer wäre die Analogie zwischen geotropischer und heliotropischer Reizperzeption, wenn das Licht als Reizursache durch den Druck wirken sollte, den er in seiner Fortpflanzungsrichtung ausübt".

Die Größe des Lichtdrucks ist eine äußerst geringe und wird auf etwa 0.5 mG pro M^2 bestrahlte Oberfläche gestellt; der Druck der Stärkekörner (Volum × Differenz der spezifischen Gewichte von imbibierter Stärke und körnigem Plasma) ließe sich vielleicht ungefähr berechnen, und würde voraussichtlich wohl eine Zahl ergeben, welche von derselben Größenordnung ist, so daß auch in jenen Fällen der

1) Die Lichtsinnesorgane der Pflanzen, Leipzig, 1905, S. 131.

Lichtreiz sehr gut als Druckreiz gefühlt und so weiter fortgepflanzt würde.

Dann wäre in der Pflanze tatsächlich bei allen Bewegungen nur der Druckreiz geltend, denn auch der Berührungsreiz, bei den Zwangsbewegungen scheinbar wohl der einzige, der weitergeleitet wird, wie bei Mimosa, Dionaea usw., beruht nur auf äußerst geringen Plasmadeformationen, zumal der Hautschicht, und könnte daher ebenfalls als Druck betrachtet werden.

Weil jeder Druck eine Molekularverschiebung im Protoplasten verursacht, welche als Reiz gespürt wird, liegt es vor der Hand, anzunehmen, daß dieser Reiz sich auch als Molekularverschiebung nach angrenzenden Zellen fortpflanzt und solches daher nicht auf stofflichem Wege geschieht. —

Bei unserer Besprechung der Blütenbewegung von Papaver (I, S. 270) wurde hervorgehoben, daß Vöchting gezeigt hat, daß nicht nur diese durch Schwerkraftreizung zustande kommt, doch daß außerdem der untere Teil des Blütenstieles ausgesprochen negativ-geotropisch reagiert. Ähnliches kommt auch sonst nicht selten vor, wie bei Infloreszenzen, bei Autonyctitropen usw. (II, S. 141), wobei das Sichaufrichten, also offenbar den Zweck hat zu veranlassen, daß die sonstigen, notwendigen Bewegungen der Blüten und Blättchen wieder unter normalen Verhältnissen, der Schwerkraft gegenüber, vor sich gehen können.

In solchen Fällen, in welchen also diese letzteren Bewegungen ebenfalls durch Schwerkraft hervorgerufen werden (z. B. Papaver), muß der Blütenstiel somit an zwei verschiedenen Stellen, oben und unten, geotropisch reagieren, wobei dann die Frage aufkommt, erstens ob beide Reaktionen von denselben Statolithen hervorgerufen werden oder ob zwei verschiedene Gruppen wirksam sind, und zweitens, in letzterem Falle, wo diese Gruppen zu finden wären. Bei Papaver konnte Vöchting[1]) beweisen, daß dort tatsächlich mit zwei Gruppen gerechnet werden muß, weil horizontal befestigte Blütenstiele, selbst wenn die Knospen zuvor entfernt waren, sich sehr energisch aufrichteten.

Wenn nun unsere gesamten Betrachtungen einerseits eine erhebliche Vereinfachung der Bewegungsphysiologie in Aussicht stellen, so wird diese nur erzielt auf Kosten einer größeren Komplikation vom hypothetischen Bau und Funktion der Statocysten.

---

1) Die Bewegungen der Blüten und Früchte. Bonn 1882, S. 106.

Erstens, was deren Bau anbetrifft, mußte der reizbare Teil als verschiebbar betrachtet werden und mußte ein durch Licht verschobener statischer Apparat im Dunkeln von selbst in die frühere Lage zurückkehren.

Zweitens, was ihre Funktion angeht, mußte angenommen werden, nicht nur, daß sie dazu dienen, Reiz und Reizrichtung zu perzipieren, doch auch daß sie stets die maximale (für Licht mehr speziell die optimale) Reizintensität zu erstreben suchen. Dieses Aufsuchen muß unbedingt nebenbei eine so weitgehende Komplikation verlangen, daß wir uns davon jetzt nicht einmal eine Vorstellung machen können.

Trotzdem würde es unbedingt voreilig sein, zur Erklärung selbst dieser verwickelten Erscheinungen die Hilfe von Vitalismus oder Neuvitalismus einzurufen, so lange wir noch keine Ahnung haben können, von allem was der lebende Protoplast überhaupt zu leisten imstande ist.

Leiden, Botanisches Institut.

Vergleichende Untersuchungen über die Luftkammerentwicklung der Marchantiaceen mit Berücksichtigung ihrer Infloreszenzen.

Von **Reinhard Orth** (Kaiserslautern).

Mit 78 Abbildungen im Text.

Inhaltsübersicht.

A. Allgemeine einleitende Bemerkungen 153
B. I. Entstehung der einfachen Luftkammern 155
1. Entstehung durch einen Interzellularraum 155
a) Marchantia polymorpha Linné 155
aa) Entstehung und Entwicklung der Luftkammern.
bb) Verteilung der Luftkammern an den Infloreszenzen, Entwicklung der Atemöffnung.
cc) Schleimzellen.
dd) Keimpflanze.
b) Preissia commutata Nees 161
aa) Entstehung der Luftkammern.
bb) Verteilung an den Infloreszenzen.
cc) Schleimzellen.
dd) Bucegia romanica Radian.
ee) Keimpflanze.
2. Durch Spaltung von außen her 164
a) Lunularia cruciata (L.) Dumortier 164
aa) Leitgebs Ansicht.
bb) Entstehung der Luftkammern.
cc) Verteilung an den Infloreszenzen.
dd) Schleimzellen.
ee) Etiolierter Thallus: Anatomie.
b) Fegatella conica Corda 167
aa) Entstehung der Luftkammern.
bb) Verteilung an den Infloreszenzen.
cc) Entstehung der Atemöffnung am Hut und Kritik an Leitgebs Drucktheorie.
dd) Schleimzellen.
c) Corsinia marchantioides Raddi 173
aa) Entstehung der Luftkammern.
bb) Schleimzellen.
d) Exormotheca pustulosa Mitt. 174
aa) Anatomie des Thallus.
bb) Weibliche Infloreszenz.
e) Targionia hypophylla Linné 174
aa) Anatomie des Thallus.
bb) Entstehung der Luftkammern.

B. II. Entstehung der komplexen Luftkammern 175
1. Allgemeine Bemerkungen und Angabe der verschiedenen Autorenergebnisse 175
2. Entstehung der Luftkammern von außen her 175
a) Clevea Rousseliana (Mont.) 177
aa) Entstehung der Luftkammern.
bb) Verteilung der Luftkammern am Hut.
b) Clevea hyalina (Somm.) 179
aa) Entstehung der Luftkammern.
bb) Verteilung der Luftkammern am Hut.
cc) Peltolepis grandis.
dd) Schleimzellen.
c) Fimbriaria Boryana (Mont.) 181
aa) Allgemeines.
bb) Entstehung der Luftkammern.
cc) Verteilung der Luftkammern am Hut.
dd) Etiolierter Thallus: Anatomie.
ee) Andere Fimbriaria-Arten.
ff) Schleimzellen.
d) Grimaldia dichotoma Raddi 188
aa) Entstehung der Luftkammern.
bb) Verteilung der Luftkammern am Hut.
cc) Keimpflanze.
dd) Schleimzellen.
e) Reboulia haemisphaerica Raddi 192
aa) Allgemeines.
bb) Entstehung der Luftkammern.
cc) Verteilung an den Infloreszenzen.
dd) Schleimzellen.
f) Plagiochasma elongatum Gottsche 195
aa) Spezialliteratur.
bb) Entstehung der Luftkammern.
cc) Verteilung der Luftkammern an den Infloreszenzen.
dd) Keimpflanze.
ee) Schleimzellen.
C. Zusammenfassung der Ergebnisse, und Beweis, daß es sich um eine absteigende Reduktionsreihe handelt 200

A. Einleitende Bemerkungen.

Die Lebermoosgruppe der Marchantiaceen ist in mannigfacher Hinsicht für den Botaniker interessant. Einmal sind es die rein äußerlichen Verschiedenheiten der einzelnen Arten, dann aber vor allem die anatomischen Verhältnisse, die schon zu zahlreichen Untersuchungen Veranlassung gegeben haben.

Große Aufmerksamkeit hat man der Entstehung der Luftkammern, also dem Teil des Thallus, der die Assimilation besorgt, zugewandt. Leitgeb war wohl der erste, der sich dem Thema eingehend gewidmet hat. Man kann anatomisch zwei Gruppen von Marchantiaceen unterscheiden:

1. solche, bei denen die assimilatorische Tätigkeit besonderen Zellen zukommt, die aus dem Boden der Luftkammer hervorsprossen, und
2. solche, bei denen die Assimilation unter Wegfall der Assimilatorenzellen durch eine große Zerklüftung des Thallusgewebes ermöglicht wird und dadurch die Kammerwände den Ersatz für die Assimilatoren bilden.

Die erste Gruppe hat einfache Luftkammern, die mit ihren Nachbarkammern nicht in Verbindung stehen; über jeder Kammer befindet sich ein Porus, eine Atemöffnung, die entweder einfach oder tonnenförmig sein kann. Es kommt so eine mehr oder minder deutliche „Felderung" des Thallus zustande, wie man sie besonders schön bei unserer einheimischen Fegatella conica beobachten kann.

Die zweite Gruppe hat Goebel Komplexkammern genannt. Durch die regellose Zerklüftung des Gewebes, wie wir sie am älteren Thallus finden, geht die in den ersten Entwicklungsstadien vorhandene scharfe Abgrenzung der einzelnen Kammern voneinander verloren, der Thallus erscheint schwammig aufgelöst. Bei der Betrachtung von oben kann man bei schwacher Vergrößerung mehr Felder zählen, als Atemöffnungen vorhanden sind. Solche komplexe, zusammengesetzte Luftkammern kommen vor bei Clevea, Fimbriaria, Grimaldia, Reboulia und Plagiochasma. Über ihr Zustandekommen wird später zu berichten sein.

Bei obigen zwei Gruppen kann man nun wieder zwei Entstehungsformen der Luftkammern unterscheiden:

1. Die Bildung der Luftkammern wird mit einem Spalt (Interzellularraum) unterhalb der Epidermis eingeleitet, der sich dann später nach außen öffnet (so bei Marchantia und Preissia).
2. Das erste Anzeichen der entstehenden Atemhöhle äußert sich in einem keilförmigen Spalt, der außen beginnt und nach innen fortschreitet und sich zur Grube erweitert (so bei den übrigen Formen).

Bei der ersten Form entsteht die Atemöffnung selbst erst, wenn die Luftkammer schon eine ansehnliche Größe erreicht hat, während bei der anderen Form die Öffnung zu allererst angelegt wird und immer erhalten bleibt.

Es liegen über die Bildung der Luftkammern eine Reihe von Arbeiten vor. Zunächst Leitgeb, dann eine zusammenfassende Abhandlung von Barnes und Land, mehrere Einzeldarstellungen einer speziellen Art, so A. W. Evans über Grimaldia fragrans, A. W. Dupler

über Reboulia haemisphaerica, Ruth Peissel über Fimbriaria Blumeana u. a.

Es finden sich in diesen Arbeiten so viele Widersprüche, besonders bezüglich des allerersten Auftretens der Luftkammern, daß nur eine eingehende vergleichende und entwicklungsgeschichtliche Untersuchung sämtlicher Formen Klarheit in die tatsächlichen Verhältnisse bringen konnte.

Das von mir untersuchte Material stammte mit zwei Ausnahmen aus der reichhaltigen Lebermooskultur des Münchener Botanischen Gartens. Da es mir auch auf den Vergleich der Verbreitung und Ausbildung der Luftkammern an den Infloreszenzen ankam, was bisher kaum berücksichtigt wurde, so mußte ich manchmal Herbarmaterial des Münchener Staatsherbars und Alkoholmaterial aus der Sammlung von Herrn Geheimrat von Goebel in Anspruch nehmen. Besondere Schwierigkeiten bot das genaue Bestimmen einzelner Arten, denn die besten Untersuchungen verlieren an Wert, wenn die behandelte Form mit der Beschreibung in einer Synopsis nicht übereinstimmt. Zur Bestimmung wurde die „Species Hepaticarum" von Stephani zugrunde gelegt, die immer noch die derzeit beste auf diesem Gebiete darstellt.

Ich möchte mit den Untersuchungen der Formen beginnen, die einfache Luftkammern besitzen, und daran diejenigen mit komplexen Kammern anschließen.

B. I. Einfache Luftkammern endogener Entstehung.

1. Entstehung durch einen Interzellularraum.

a) Marchantia polymorpha Linné.

Leitgeb fand bei seinen Untersuchungen an diesem einheimischen, an feuchten Stellen oft anzutreffenden Lebermoos, daß die ersten Anzeichen einer entstehenden Luftkammer in einem Spalt unterhalb der obersten Zellschicht (Fig. 1) zu suchen sind. Doch wollte er in seinen späteren Darlegungen diese endogene Entstehung mit der Grübchenbildung in Einklang bringen, indem er die Ansicht aussprach, „daß bei dieser Gattung das peripherische Dickenwachstum ganz in gleicher Weise stattfindet, daß also auch hier Punkte der Oberfläche überwallt werden, daß also der tiefste Punkt des zuerst sichtbar werdenden Interzellularraumes ursprünglich oberflächlich gelegen war. Ein Unterschied würde nur darin bestehen, daß es zu keiner Bildung eines Grübchens kommt, indem von Anfang an die später zu Seitenwänden werdenden Teile der Außenwände fest aneinander gedrückt werden, ein Vorgang, wie er ja an den Fruchtköpfen tatsächlich eintritt".

Vergleichen wir die Darstellungen Leitgebs mit den anatomischen Befunden, um die Richtigkeit prüfen zu können.

Fig. 1 stellt einen Längsschnitt durch den Thallus von Marchantia polymorpha in der Scheitelregion dar. Er ging nicht median durch die Scheitelzelle, weil die ersten Interzellularräume in einem geringen Abstand links und rechts von der Scheitelzelle entstehen. Die Lage der Scheitelzelle ist mit *S* angedeutet. Man kann schon dicht hinter dem Vegetationspunkt eine Querwand des Segmentes erkennen, die parallel zur Oberfläche verläuft. Man kann so auf einem Mikrotomschnitt (auf Handschnitten ist sie schlecht zu erkennen) eine Linie verfolgen, innerhalb der die Interzellularräume auftreten. Es bildet sich dann verhältnismäßig weit vom Vegetationspunkt entfernt (in der Zeichnung zwischen der 15. und 16. Zelle bei *L*) ein Spalt, und zwar meistens da, wo vier Zellen mit ihren Ecken zusammenstoßen. Öfters konnte

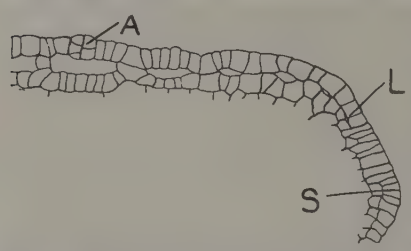


Fig. 1. Längsschnitt durch den Thallus von Marchantia polymorpha. *S* = Scheitelzelle, *L* = jüngste Luftkammer, *A* = erste Teilungen der entstehenden Atemöffnung. Vergr. 310×.

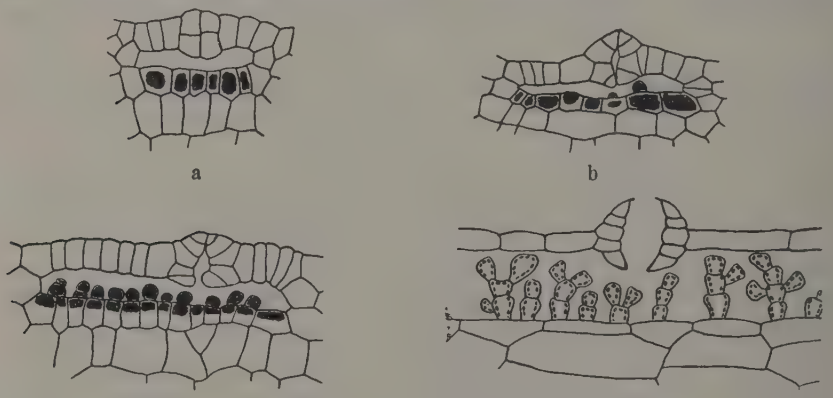


Fig. 2. a—c Verschiedene Entwicklungsstadien der Atemöffnung von Marchantia polymorpha, d Ausgewachsene Atemöffnung. Die jungen Assimilatoren sind schwarz gehalten. Vergr. a—c 310×, d 175×.

ich auch einen Spalt sehen, der innerhalb eines Segmentes entsteht, da, wo die genannte Querwand sich befindet und parallel mit der Oberfläche verläuft. Hier mag es einzelne abweichende Möglichkeiten geben, jedenfalls ist es beide Male ein Spalt unter der Epidermis, der noch

nicht nach außen mündet. Unter wiederholter Teilung der über und unter diesem Interzellularraum befindlichen Decken- und Bodenzellen vergrößert sich die Kammer rasch. Wenn sie bereits eine entsprechende Größe erreicht hat, beginnen die annähernd über der Mitte liegenden Deckenzellen sich nach oben und unten etwas vorzuwölben und besitzen dann zusammengenommen die Gestalt einer kleinen Kugel. Es bildet sich dann in jeder Zelle (von oben betrachtet, sind es vorläufig nur vier Zellen) eine Querwand, wie es Fig. 2*a* zeigt. Die so entstandenen zwei Zellen (in einem Kugelsektor, im ganzen sind es acht) teilen sich nun mehrere Male periklin, so daß sie bereits die spätere tonnenförmige Gestalt vermuten lassen. Gleichzeitig mit diesen Teilungen weichen die einzelnen Kugelsektoren zuerst in der Mitte auseinander (Fig. 2*b*), dann unten (Fig. 2*c*) und zuletzt oben, die Öffnung ist fertig (Fig. 2*d*). Die ursprünglichen vier Begrenzungszellen (von oben gesehen) teilen sich auch gleichzeitig mit den periklinen Teilungsschritten radial weiter, sodaß eine konzentrische Anordnung zustandekommt. Ist die Öffnung fertig gebildet, so beginnen die Assimilatorenzellen, die die Assimilation zu besorgen haben, mächtig aus den Bodenzellen hervorzusprossen, teilen sich öfters und verzweigen sich. Die Teilung äußert sich nicht etwa in der Vergrößerung der Zelle und dem darauffolgenden Auftreten einer Querwand, sondern die Zelle bildet an ihrer Spitze eine kleine schnabelartige Vorstülpung (Fig. 3), die sich vergrößert und schließlich durch eine Querwand abtrennt (vgl. die Hefesprossung). Es entstehen so die opuntienähnlichen Assimilatoren, wie sie für Marchantia und Targionia charakteristisch sind, mit einer engen Basis und sich nach oben verbreiternder abgeflachter Spitze. Die Boden- und Deckenzellen können sich noch teilen, sodaß recht geräumige Kammern entstehen. Abgesehen davon, daß die Bodenzellen viel inhaltsreicher sind als die darunterliegenden Grundgewebezellen, sind sie auch viel niedriger als letztere.

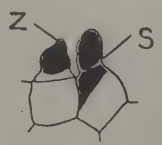


Fig. 3. Entstehung der Assimilatoren. *Z* = schnabelartiger Fortsatz, *S* = Zelle vor der Querwandbildung. Vergr. 460×.

Im großen und ganzen konnte ich bei obigen Untersuchungen Leitgebs Befunde bestätigen. Nur mit der Bildung der Atemöffnung stimmen sie nicht ganz überein. Den interzellulären Spalt hat Leitgeb wohl gesehen, nur verquickte er diese Tatsache mit der Grubenbildung bei anderen Marchantiaceen (z. B. Fegatella, auf die unten einzugehen sein wird). Es ist auf Serienmikrotomschnitten (diese standen Leitgeb noch nicht zur Verfügung) hinter der Scheitelregion sowohl auf Längs- wie auf Flächenschnitten nicht das geringste Anzeichen einer Gruben-

bildung zu sehen. Leitgeb wollte ein einheitliches Schema konstruieren, hat dabei aber die wichtigen entwicklungsgeschichtlichen Tatsachen außer acht gelassen, obwohl er sie kannte. An den Fruchtköpfen ist die Entstehung dieselbe wie am Thallus. Die Atemöffnung wird nicht zuerst gebildet und dann wieder geschlossen, um später wieder geöffnet zu werden, das wäre ein merkwürdiges Spiel der Natur. Sie wird auch hier erst gebildet, wenn die Kammer schon ziemlich geräumig geworden ist. Die Teilungen entsprechen genau denen bei der Entwicklung am

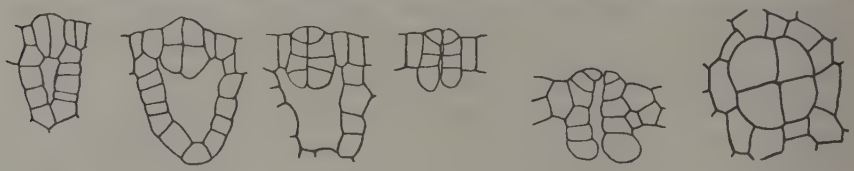


Fig. 4. 1—5 Entwicklungsstadien der Atemöffnung am Antheridienstand von Marchantia paleacea, 6 junge Öffnung von oben.

Thallus. Dies ist in Fig. 4 dargestellt an einem Antheridienstand von Marchantia paleacea.

Ich möchte nun auf die Verteilung der Luftkammern an den männlichen und weiblichen Infloreszenzen etwas näher eingehen.

Die Luftkammern sind hier ebenso ausgeprägt wie am Thallus. Sie stellen geräumige Kammern mit vielen Assimilatoren dar, die bis an die Decke reichen und den Anschein erwecken könnten, als würden sie von der Epidermis gebildet werden. Die Menge der Assimilatoren ist natürlich abhängig von den Wachstums- und Standortsverhältnissen. Eine gut ernährte und gut beleuchtete Pflanze wird mehr Baumaterialien auf die Bildung der Assimilatoren verwenden können als eine schlecht ernährte, wie es bei etiolierten Sprossen von Marchantia oder Preissia der Fall ist, wo ihre Bildung ganz unterbleiben kann. Bei unserer einheimischen Marchantia polymorpha, die hygrophil ist, finden sich die Zellsprossungen viel reichlicher als bei einer mehr xerophytischen Form, z. B. M. chenopoda, die in den Tropen vorkommt und asymetrische Infloreszenzen hat. Auch ist der Kanal bei ersterer Art viel weiter als bei letzterer. Normal besteht er aus fünf Zellen am Thallus, am Hut aus 6—7 Zellen im Längsschnitt. Bei einer xerophytischen Form ist der Kanal enger und die Zahl der Zellen eine höhere, am Thallus bis zu sieben, am Antheridien- und Archegonienstand bis zu acht. Dies hängt offenbar mit der Verringerung der Transpiration zusammen. Es scheint auch bei manchen Formen, ähnlich wie es Goebel für Preissia

angegeben hat (vgl. Goebel, Organographie II. Aufl., 1. Bd., pag. 617 unten), eine Verschlußfähigkeit der Öffnung möglich zu sein, indem sich bei starker Transpiration die untersten Kanalzellen durch Verringerung des Turgors zusammenschließen.

Fig. 5 stellt ein halbschematisches Übersichtsbild der Verteilung der Luftkammern am weiblichen Stand dar. Man sieht, daß sie über den ganzen Hut verteilt sind, eine an die andere anschließend. Auch in die Strahlen reichen sie hinein. Sie finden sich hier nicht nur auf der Oberseite, sondern gehen um den ganzen Strahl herum. In Fig. 5*a* rechts ist z. B. eine Luftkammer in der Fläche getroffen, die Assimilatoren infolgedessen quer.

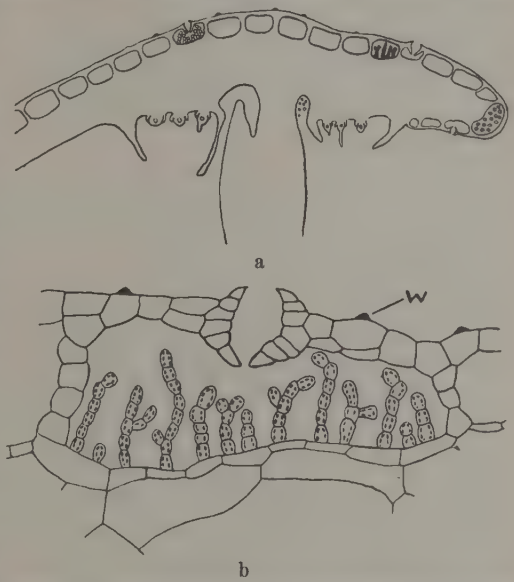


Fig. 5. a Schematische Übersicht der Luftkammerverteilung am weiblichen Hut von Marchantia polymorpha, b eine Luftkammer stärker vergrößert. *W* = warzenähnliche Papille. Vergr. 175×.

Die Atemöffnungen sind ebenso gebaut wie die am Thallus, nur ist, wie schon erwähnt, die Zahl der die Öffnung begrenzenden Zellen im Durchschnitt höher und das innere Ende des Kanals enger als das äußere. Die Assimilatoren sind mehr abgerundet, haben also nicht mehr die opuntienähnliche Form und verzweigen sich nicht so viel wie am Thallus. Doch läßt sich hier kein scharfer Unterschied feststellen. Es kommt auch vor, daß die Epidermis stellenweise zweischichtig wird (March. pol.), bei March. chenopoda ist sie fast durchwegs zweischichtig. Es könnte dies wohl auch ein Transpirationsschutz sein. Sonst sind die Verhältnisse bei den Marchantien, die ich untersuchen konnte, im allgemeinen dieselben. Auf der Oberseite des Hutes finden sich warzenartige Erhebungen, die Gehrmann als Einrichtungen ansieht, um den Spermien enthaltenden Wassertropfen nicht so leicht abrollen zu lassen.

Was den Antheridienstand von Marchantia betrifft, so ist hier schon eine ansehnliche Reduktion der Luftkammerschicht eingetreten.

Fig. 6 *a* stellt einen Längsschnitt durch den Stand von March. polymorpha dar. Die Atemkammern sind hier kleiner und weisen nicht mehr so viel Aussprossungen auf. Diese kommen auch an den Seitenwänden vor (Fig. 6 *b*). Auch haben die Kammern nicht mehr die regelmäßige Form wie am Thallus, sie erstrecken sich hie und da bis zur Spitze der Antheridien hin. Leitgeb gibt an, daß sie sogar bis an die Basis

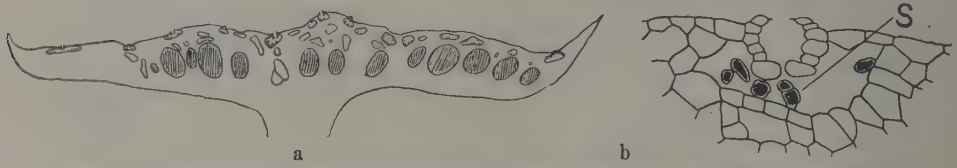


Fig. 6. a Übersichtsbild (etwas schematisch) eines Antheridienstandes von Marchantia polymorpha. Vergr. 49×. b Eine einzelne Luftkammer mit Atemöffnung. *S* = Assimilatoren. Vergr. 175×.

derselben reichen. Dies habe ich weder an Längs- wie Querschnitten sehen können. Es beruht diese Beobachtung offenbar auf einem Irrtum, da man leicht bereits entleerte oder nur angeschnittene Antheridienhöhlen für Luftkammern halten kann.

Die Atemöffnungen unterscheiden sich von denen am Thallus oft nur darin, daß die innersten, den Kanal abschließenden Zellen gewöhnlich größer sind und eine ballonförmige Gestalt haben. Auch hier konnte ich überall eine verschiedene Öffnungsweite feststellen, die Kanalwände laufen nicht parallel, sondern verjüngen sich nach innen (Fig. 6 *b*).

Schleimzellen finden sich in großer Zahl im Archegonienstand meist unter der Luftkammerschicht. Der Nachweis erfolgte mit Hämatoxylin nach Ehrlich am Mikrotomschnitt selbst.

Interessant ist die Entstehung der Atemhöhlen bei aus Sporen gezogenen Keimpflanzen. Mir ist die Aufzucht nicht gelungen. Leitgeb gibt jedoch an, daß an der Keimscheibe erst mit dem Beginn der Gabelung, also mit der Anlage der Scheitelbucht, die ersten Atemöffnungen auftreten, bemerkt aber auch, daß bei vergeilten Keimpflänzchen hie und da einfache; sehr weit geöffnete und stark verzogene Atemöffnungen vorkommen. Das allererste Entstehen, ob durch einen Interzellularraum oder einen Oberflächenspalt, ist schwer zu untersuchen. Doch halte ich es für durchaus möglich, daß primär ein Interzellularraum auftritt, der sich rasch nach außen öffnet. Durch Wachstum, zunächst nur des Grubenbodens, kommt die erste Ausbildung zustande. Am älteren Keimling beginnt dann bereits das Deckenwachstum, das immer mehr fortschreitet, bis der normale Bau erreicht ist. Leitgeb wollte diese Tatsache der Grubenbildung bei den Keimpflanzen als

Beweis dafür anführen, daß später auch am Thallus das Auftreten eines — allerdings nicht nachweisbaren — Grübchens das Primäre ist. Erst würde der Kanal gebildet, dann wieder verschlossen. Nachdem ich auf guten Mikrotomschnitten niemals auch nur eine Andeutung eines Grübchens finden konnte, wäre Leitgebs Ansicht entkräftet. Man könnte sich die Entstehung der Luftkammern durch einen Interzellularraum bei Marchantia und Preissia so denken, daß hier die bei allen übrigen Marchantiaceen zuerst auftretende Bildung des Kanals unterbleibt. Doch das wäre nur eine Umschreibung, keine Erklärung. Es sind eben einmal zwei Entstehungsmöglichkeiten vorhanden, die eine durch Grübchen, die andere durch einen Interzellularraum, die eine aber von der anderen abzuleiten ist immer ein gewagtes Unterfangen.

Ich möchte obige Ausführungen darin zusammenfassen, daß bei Marchantia die Atemkammern durch eine Spaltung in ursprünglich fest gefügtem Gewebe zustande kommen, sowohl an der Keimpflanze, als am Thallus und den Infloreszenzen.

b) Preissia commutata Nees.

Preissia stimmt im Bau des Laubes mit Marchantia überein. Die Luftkammern entstehen durch interzelluläre Spaltung. Das Auftreten der ersten, hier mehr abgerundeten Assimilatoren geht mit der Bildung der Öffnung nebenher. Die Zahl der die Atemöffnung begrenzenden Zellen im Längsschnitt schwankt zwischen vier und fünf. Der Kanal ist an der oberen und unteren Öffnung gleich weit. Die Assimilatoren können auch aus den untersten Seitenwandzellen hervorsprossen.

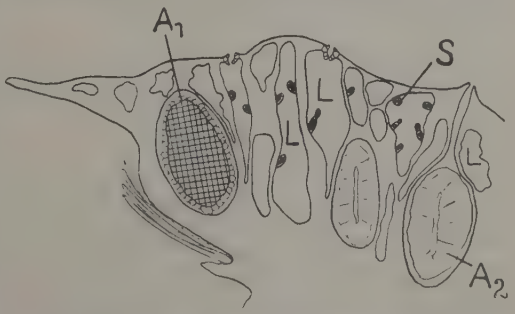


Fig. 7. Teil eines Antheridienstandes von Preissia commutata. A_1 = noch nicht entleertes Antheridium, A_2 = entleertes Antheridium, L = Luftkammern, S = Assimilatoren. Vergr. 49×.

Die weiblichen und männlichen Infloreszenzen verhalten sich ebenso wie die von Marchantia. Die Atemhöhlen nehmen am weiblichen Hut die Oberseite in geringer Mächtigkeit ein und haben mäßige Aussprossungen, die meist an den Seitenwänden stehen. Das unter der Kammer gelegene Gewebe nimmt gegen den Rand des Hutes hin ab und kann im einfachsten Fall nur noch aus einer Zellage bestehen.

Am Antheridienstand (Fig. 7) ist die Verteilung unregelmäßiger. Die Luftkammern nehmen den Raum zwischen den Ausführgängen der Antheridien ein. Für ihre Ausdehnung bis zur Antheridienbasis gilt das für Marchantia Gesagte. Zellsprossungen finden sich nur wenige. Es sind aber in beiden Infloreszenzen die Kammerwände stark chlorophyllhaltig, sodaß hierin ein teilweiser Ersatz für die Assimilatorenatmung geschaffen ist.

Die Atemöffnungen selbst weisen an beiden Ständen Verschiedenheiten auf, und zwar ist eine Abnahme der Begrenzungszellen im Längsschnitt nach dem Rande hin fast die Regel. Nach der Mitte des Standes zu sind es gewöhnlich vier bis fünf an der Zahl, gegen den Rand hin

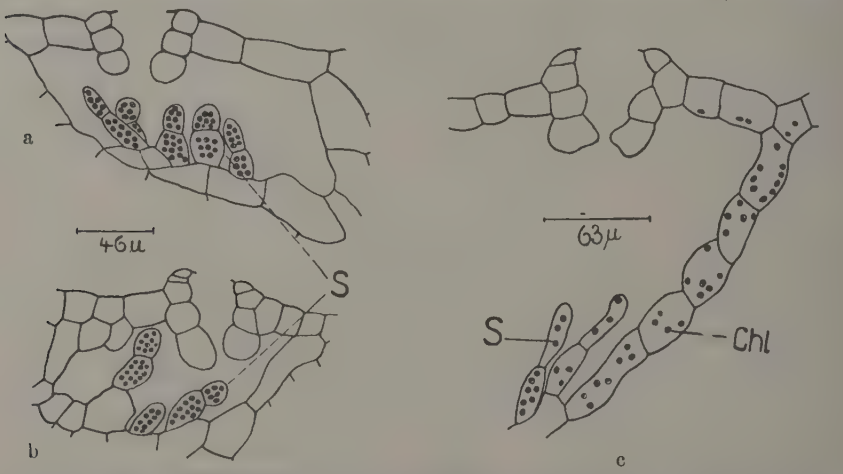


Fig. 8. a—b Atemöffnungen am Antheridienstand von Preissia commutata. a= am Rand eines Standes, b=nach der Mitte zu, c=Atemöffnung am weiblichen Hut. Maßstab in μ angegeben. *S*= Assimilatorenzellen, *Chl*= Chlorophyll.

oft nur drei. Einfache Atemöffnungen konnte ich keine finden (Fig. 8 *a*, *b*, *c*). Die Länge des Kanals beträgt am Rand 46—50 μ, gegen die Mitte hin schwankt sie zwischen 55 und 63 μ, während sie am Thallus durchschnittlich 44 μ beträgt. Es ist also an beiden Infloreszenzen einer raschen Wasserabgabe durch Verlängerung und gleichzeitige Verschmälerung des Kanals vorgebeugt, was wir später bei sämtlichen Formen feststellen werden.

Schleimzellen konnte ich an beiden Ständen keine finden. Jedoch hat sie Goebel am Thallus nachgewiesen.

Eine unserer einheimischen Preissia sehr nahestehende Form, die in den Karpathen vorkommt, ist Bucegia romanica Radian. Sie stellt insofern eine reduzierte Form dar, als bei ihr die Assimilatoren voll-

kommen fehlen. Die Assimilation besorgen die Wände der geräumigen Luftkammern. Ich konnte diese Form nicht untersuchen, da mir kein Material zur Verfügung stand, und muß mich also nach den Literaturangaben richten. Die Atemöffnungen sind ebenfalls tonnenförmig, jedoch kleiner im Durchmesser als die von Preissia. Der Antheridienstand besitzt ebenfalls Kammern mit tonnenförmigen Atemöffnungen ohne Zellsprossungen; genau so verhält sich die weibliche Infloreszenz, nur werden bei ihr die Atemöffnungen häufig von fünf bis sechs Zellen im Längsschnitt gebildet.

Auch das erste Auftreten von Atemgruben an Keimpflänzchen verläuft analog dem von Marchantia. Es sind zuerst seichte Gruben, die aber mehr und mehr überwölbt werden, bis die normalen Luftkammern auftreten, die zunächst ohne Zellsprossungen sind. Die Atemöffnungen sind also in den fortgeschrittenen Entwicklungsstadien der Keimpflanze zunächst einfach, erst bei genügender Erstarkung des Thallus werden die tonnenförmigen angelegt (vgl. Goebel, Organographie II. Aufl., Bd. I, S. 899). Vermutlich entstehen die ersten Gruben auch durch interzelluläre Spaltung. Im jungen Stadium findet zunächst nur das Bodenwachstum statt, erst später das Deckenwachstum. Es wäre doch höchst merkwürdig, wenn die Bildung der Atemgrube anders verlaufen würde als die Bildung der Luftkammer am Thallus und in einem bestimmten Stadium der Keimpflanze plötzlich eine Umkehrung stattfände, also erst eine Membranspaltung von außen her und dann plötzlicher Wegfall dieser Bildung und Übergang zur interzellulären Entstehung. Es paßt eben die scheinbare Grubenbildung bei den Arten, bei denen die Luftkammern später endogen entstehen, sehr gut zur Annahme, daß bei ihnen die endogene Entstehung erst eine Neuerwerbung darstelle, in Wirklichkeit ist es aber zweifellos in den ersten Anfängen keine Grube (keilförmiger Spalt), sondern ein Interzellularraum, der sich rasch nach außen öffnet. Es sind die Dinge schwer zu untersuchen, meist findet man als jüngstes Stadium bereits eine Grube, wie wir sie später auch für Grimaldia und Plagiochasma kennenlernen werden. Meiner Ansicht nach ist der erste Beginn ein Spalt innerhalb der Keimscheibe. Über das Wachstum der Keimpflanze möchte ich noch hinzufügen, daß sie zunächst mit einer zweischneidigen Scheitelzelle wächst, die aber nicht konstant bleibt, wenn die Richtung des einfallenden Lichtes verändert wird. Es kann dann jede andere Scheibenzelle Scheitelzelle werden. Erst zu Beginn der Anlage einer Scheitelbucht wird die zweischneidige Scheitelzelle durch eine dreischneidige (normale) ersetzt.

2. Durch Spaltung von außen her.

Ich komme jetzt zur Besprechung solcher Formen, die wohl einfache Luftkammern, jedoch einfache Atemöffnungen haben (Fig. 9). Bei ihnen entstehen die Luftkammern alle exogen, d. h. sie beginnen mit einem keilförmigen Spalt, der sich zur Grube erweitert.

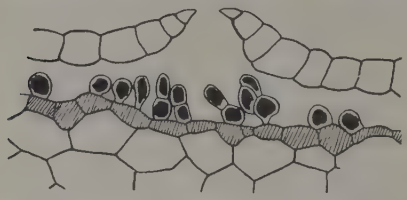


Fig. 9. Einfache Atemöffnung am Thallus von Lunularia cruciata.

Die Reihe möchte ich mit der im mediterranen Gebiet heimischen, in Kulturhäusern oft zu einem lästigen Unkraut werdenden

a) Lunularia cruciata (L.) Dumortier

beginnen. Leitgeb meint, daß diese Gattung beide Typen von Atmungsapparaten, die tonnenförmigen und die einfachen, miteinander verbinde, und die betreffenden Entwicklungsgänge würden geeignet sein, seine Theorie von den primären, nicht sichtbaren Gruben bei Marchantia und Preissia zu stützen. Er erklärt das Auftreten einfacher Atemöffnungen damit, daß „hier die ersten (periklinen) Teilungen während des Auseinanderweichens der Zellen, also während der Bildung des Porus, beginnen". Die Teilungen seien dadurch nicht mehr so stark durch den gegenseitigen Seitendruck der Zellen beeinflußt, und es könne sich dadurch noch die primäre Form der Atemöffnungen bilden. Er fügt hinzu, daß er mehrere Male mit aller Sicherheit die ursprüngliche Öffnung der Spalte nachweisen konnte, mehrere Male jedoch hätte er auch nur einen Interzellularraum gesehen. Er führt dies darauf zurück, daß die Öffnung sehr frühzeitig wieder verschlossen werde und dadurch eine endogene Entstehungsweise vorgetäuscht werde.

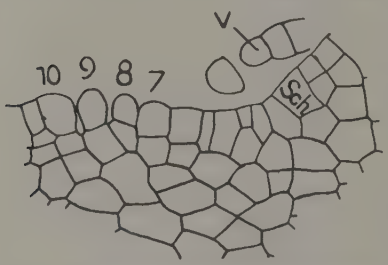


Fig. 10. Längsschnitt durch die Scheitelregion von Lunularia cruciata. *7*, *8*, *9*, *10* = Segmente, *Sch* = Scheitelzelle, *V* = angeschnittene Ventralschuppen. Vergr. 460×.

Fig. 10 zeigt einen Mikrotom-Längsschnitt mit der Scheitelzelle *Sch*, die nicht ganz median getroffen ist. Bereits zwischen Segment 7 und 8 läßt sich ein deutlicher Spalt erkennen, der sich zwischen Segment 8 und 9 bereits zur Grube erweitert hat. Von nun ab wird allerdings die Öffnung etwas enger, wie dies schon zwischen dem 9. und

10. Segment zu sehen ist; dies geht später dann so weit, daß ein scheinbarer Verschluß der Öffnung wieder hergestellt wird. Doch ist ein schmaler Kanal stets vorhanden, nur nicht immer deutlich zu sehen.

Leitgebs Theorie wäre also richtig, wenn die Öffnung wieder vollständig geschlossen würde. Dann könnte man sie auf Marchantia und Preissia übertragen, nur daß sich da dann die Grubenbildung unserem Auge entziehen würde. Doch, wie gesagt, läßt sich auf den besten und dünnsten Mikrotomschnitten nie etwas Derartiges nachweisen, während es bei Lunularia leicht gelingt. Es beginnt also mit Lunularia ein zweiter Typ der Luftkammerentwicklung mit exogenem Anfang.

Die Grube vergrößert sich mehr und mehr, ihre Wände bekommen im Laufe ihrer Entwicklung eine schiefe Lage, was Leitgeb zu der Behauptung veranlaßt hat, daß der Luftkammerboden primär auch von der der Scheitelzelle zugekehrten Seitenwand gebildet würde. Dies beruht aber auf einer Täuschung, die dadurch zustande kommt, daß die Seitenwand schon etwas schief liegt, bevor die zwei Bodenzellen sich weiter geteilt haben. Man könnte dann glauben, die Bodenzellen teilten sich überhaupt nicht mehr, dies würden nur die Zellen der Seitenwand tun und sich dann in die horizontale Lage verschieben. Mit der zunehmenden Vergrößerung der Kammer beginnen die periklinen Teilungen an der Atemöffnung aufzutreten und die Öffnung wird breiter. Gleichzeitig mit diesen periklinen Teilungen beginnen die Assimilatoren aus den Bodenzellen hervorzusprossen (Fig. 3). Letztere unterscheiden sich auch hier durch ihre geringere Größe von den Grundgewebezellen, sind flacher und inhaltsreicher.

Es wäre nun auf die Verteilung der Luftkammern an den Infloreszenzen einzugehen. Bei Lunularia ist die Reduktion schon sehr weit

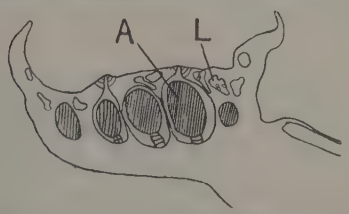


Fig. 11. Schematisierter Längsschnitt durch den Antheridienstand von Lunularia cruciata. *L* = Luftkammern, *A* = Antheridien. Vergr. 27×.

Fig. 12. Atemöffnung am Antheridienstand von Lunularia cruciata mit vereinzelten Aussprossungen. Vergr. 175×.

fortgeschritten, insofern als sie am Archegonienstand gänzlich fehlen und am Antheridienstand stark vermindert sind zu kleinen Kammern mit geringen, fast verschwindenden Aussprossungen. Es wird also nur

auf den Antheridienstand einzugehen sein. Davon stand mir sehr schönes lebendes Material des Münchner Botanischen Gartens zur Verfügung, das an der Einfassung im Euphorbienhaus sehr gut gedeiht

Fig. 11 stellt einen halbschematischen Längsschnitt durch einen solchen Stand dar. Man erkennt vereinzelte Kammern, vornehmlich die Zwischenräume zwischen den Antheridienausführgängen einnehmend.

Fig. 12 zeigt eine einzelne Kammer bei stärkerer Vergrößerung. Im Gegensatz zu fast allen anderen Marchantiaceen ist hier die Atemöffnung einfach. Man sieht jedoch aus der Figur, daß die Pflanze ge-

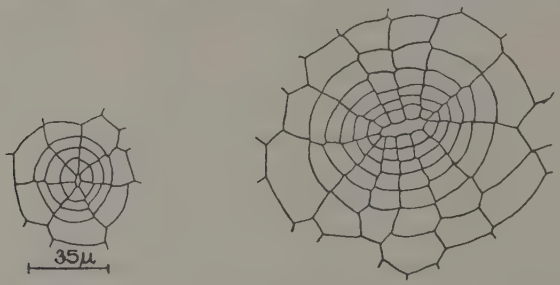


Fig. 13. a Atemöffnung, b Antheridienausführöffnung am Antheridienstand von Lunularia cruciata. Maßstab in μ angegeben.

wissermaßen tonnenförmige oder wenigstens kanalförmige Atemöffnungen bilden möchte. Die Begrenzungszellen sind steil aufgerichtet, die untersten etwas ballonförmig aufgeblasen, so daß ein Kanal zustandekommt. Zellsprossungen kommen hier sehr wenige vor, viele Kammern sind über-

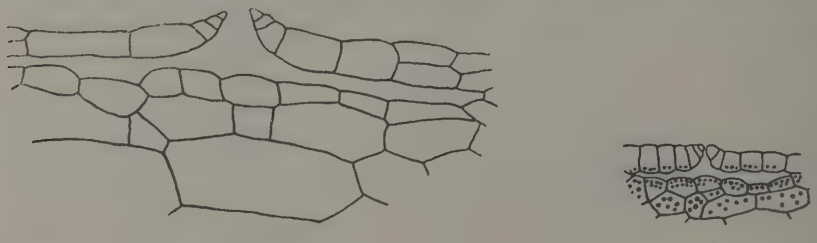


Fig. 14. Atemhöhle am etiolierten Thallus von Lunularia cruciata. a = längs, b = quer. Vergr. 175×.

haupt leer, es führen auch hier die Wände das Chlorophyll. Fig. 13*a* zeigt eine Atemöffnung von oben, 13*b* eine Antheridienausführöffnung in gleicher Vergrößerung. Letztere hat den doppelten Durchmesser wie erstere, er beträgt 70 μ. Auch sind an der Antheridienöffnung die

radialen Teilungen zahlreicher als an der einfachen Atemöffnung, wo es meist sieben sind.

Einen ganz bedeutend reduzierten Bau besitzt ein etiolierter Thallus von Lunularia. Ich erhielt solche Sprosse durch feuchte Kultur bei einer konstanten Temperatur von etwa 24° C in einem halbdunklen Raum. Sie waren ganz schmal fadenförmig und bis zu 2 cm lang. Brutbecher wurden keine mehr gebildet. Schon bei oberflächlicher Betrachtung fielen die in die Länge gezogenen Kammern auf, an denen kaum die Atemöffnung zu erkennen war. Fig. 14*a* stellt einen Längsschnitt, Fig. 14*b* einen Querschnitt durch eine Kammer am etiolierten Thallus dar. Die Assimilatoren sind vollkommen geschwunden, die Kammer ist bedeutend niedriger wie eine normale. Jedoch hat sich die Zahl der periklinen Teilungen nicht vermindert, wohl aber die der

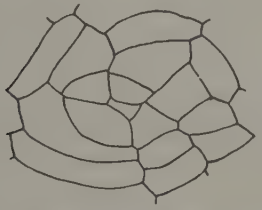


Fig. 15. Atemöffnung am etiolierten Thallus von Lunularia cruciata von oben.
Durchmesser der Öffnung 12 μ.

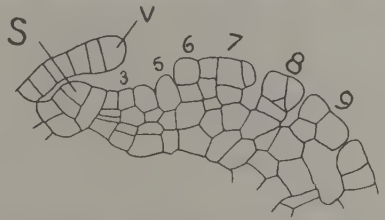


Fig. 16. Medianer Längsschnitt durch den Scheitel von Fegatella conica. 3—9 Segmente, *S*=Scheitelzelle, *V*=Ventralschuppe. Vergr. 360×.

radiären. Fig. 15 zeigt dies in einer Oberansicht. Die typische konzentrische Anordnung der Zellen ist ganz verwischt.

Schleimzellen konnte ich sowohl am Thallus wie am Antheridienstand keine finden, wohl aber im Thallus viele Ölzellen.

Die Entwicklung der Gruben läßt sich am besten an

b) Fegatella conica Corda

verfolgen.

Fig. 16 stellt einen medianen Längsschnitt durch den Thallusscheitel dar. Man erkennt bereits am dritten Segment einen kleinen keilförmigen Spalt, den ersten Beginn der entstehenden Luftkammer. In Segment 4 ist der Spalt bereits tiefer in das Gewebe eingedrungen, in Segment 8 ist er zur Grube geworden, die sich nun durch weiteres Wachstum zur Luftkammer erweitert.

Leitgeb behauptet, daß die primären Grübchen nicht durch Membranspaltung, sondern infolge des peripherischen Dickenwachstums entstehen. Es würde also ein Punkt der Oberfläche, der immer da

liegt, wo vier Zellen zusammenstoßen, gewissermaßen überwachsen werden. Er begründet dies damit, daß bei den Geschlechtsorganen derselbe Vorgang stattfinde. Es würde also die Decke der Luftkammer nicht vom übrigen Gewebe primär abgehoben (bei Spaltung), sondern die Decke würde von den ursprünglichen Oberhautzellen gebildet, die nun durch Überwachsung eines Punktes den Kanal und damit auch die Luftkammer bilden. Danach würde also nochmals auf das alte Gewebe nachträglich eine Schicht aufgesetzt. Eine Entscheidung ist hier schwer zu treffen. Es sprechen aber zwei Gründe für eine Spaltung:

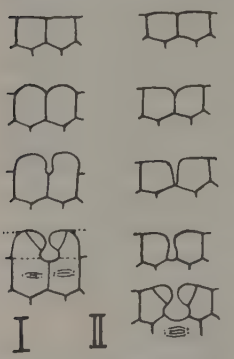


Fig. 17. I Schema der Oberflächenüberwachsung nach Leitgeb. II Des Verfassers Ansicht auf Grund der anatomischen Befunde.

1. Auf dünnen Handschnitten konnte ich öfters beobachten, daß der Spalt nicht ganz die zwei Epidermiszellen getrennt hatte, sondern nur etwa bis zur Hälfte. Bei einer Überwachsung kann dies praktisch nicht möglich sein. Hierzu möchte ich zum besseren Verständnis ein Schema bringen. Fig. 17 zeigt in der linken senkrechten Seite die Überwachsung nach Leitgeb, die rechte Seite bringt die andere Anschauung. Jedenfalls ist die zweite Art die naheliegende.

2. müßte bei einer Überwachsung immer die Membran der Zellen, die in die Höhe wachsen, gewölbt sein nach Schema I in Fig. 17. Dies

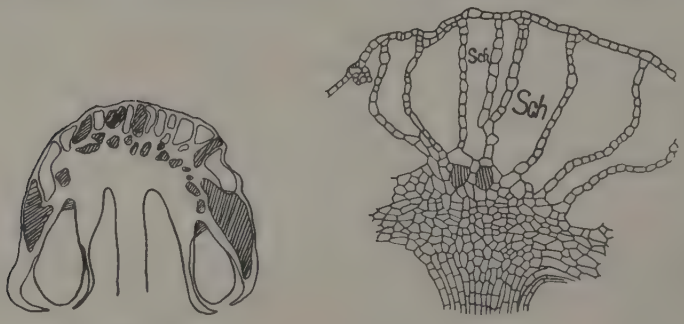


Fig. 18. a Verteilung der Luftkammern am Hut von Fegatella conica. Vergr. 10×. b Teilstück von a, Vergr. 27×. *Sch* = Schleim, in a die schleimenthaltenden Zellen schraffiert.

habe ich nie beobachtet, die Zellwände waren stets eben, nur nach dem Spalt hin zeigten sie natürlich einen Steilabfall, wie dies deutlich in Fig. 16 am vierten Segment zu sehen ist. Bei den darauffolgenden

Segmenten könnte einer behaupten, die Zellen wären emporgewölbt, doch kommt dieses Bild nur dadurch zustande, daß dieses Segment zwei Steilabfälle hat und dann natürlich gewölbt erscheinen muß. Das Segment 4 müßte auch den jüngeren vorangehenden gegenüber höher sein, was nicht der Fall ist.

Es sprechen also verschiedene Gründe für die Membranspaltung, sie ist auch das Naheliegende. Wenn die Kammer dann eine entsprechende Größe erreicht hat, beginnen die Assimilatoren aus den Bodenzellen hervorzusprossen.

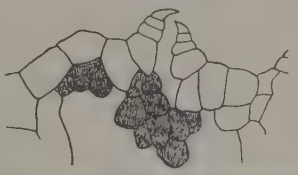


Fig. 19. Längsschnitt durch eine Atemöffnung am Hut von Fegatella conica. Der untere Teil des Kanals und einige chlorophyllführende Epidermiszellen sind schwarz gehalten Vergr. 175×.

Die weibliche Infloreszenz ist an ihrer Oberseite reichlich mit Luftkammern versehen, wie dies in Fig. 18*a* in der Übersicht und in Fig. 18*b* stärker vergrößert zum Ausdruck kommt. Die Kammern sind leer, ohne Zellsprossungen, und konvergieren nach dem Mittelpunkt des Hutes hin (vgl. auch Fig. 21!). Die Atemöffnung ist tonnen-

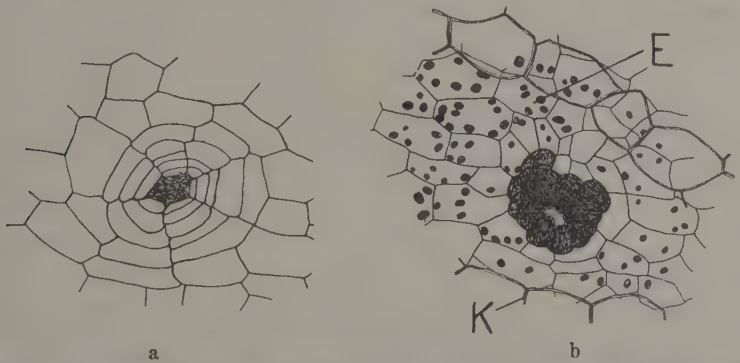


Fig. 20. Atemöffnung am Hut von Fegatella conica. a von oben, b von unten. Wieder schwarz gehalten die innersten Kanalzellen. *K* = Kammerwand, *E* = Epidermiszellen (von unten). Vergr. 175×.

förmig, jedoch hat sie die Eigentümlichkeit, daß die untersten Kanalbegrenzungszellen jede für sich noch einmal aussprossen können, sodaß in der Aufsicht von unten her ein traubiges Gebilde entsteht. Fig. 19 zeigt einen Längsschnitt durch eine solche Atemöffnung, Fig. 20*a* die Ansicht von oben, Fig. 20*b* die Ansicht von unten. Die in Frage kommende Partie des Kanals ist zur besseren Orientierung schwarz gehalten. Es kommt auf diese Weise vor, daß die innere Öffnung des Kanals ganz klein

und eng erscheint, manchmal sogar garnicht zu erkennen ist. Diese Erscheinung stellt offenbar die Äußerung eines Baustoff-Überschusses dar, denn von einer Transspirationseinschränkung kann hier keine Rede sein, Fegatella wächst stets an feuchten Stellen. Die Atemöffnung könnte man auch als einfach auffassen, wenn man die in der Figur schwarz gehaltenen Zellen als Wucherungen der Epidermis auffaßt. Dies entspricht aber nicht den entwicklungsgeschichtlichen Befunden,

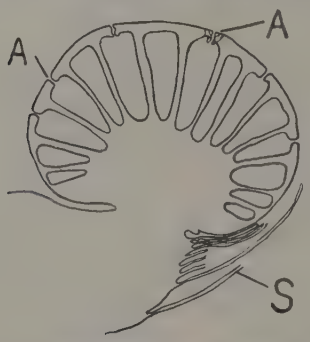


Fig. 21. Längsschnitt durch einen jungen weiblichen Hut von Fegatella conica. Schematisiert. A = Atemöffnungen, S = Schuppen.

Figur 21 stellt einen Längsschnitt durch einen jungen weiblichen Hut dar. Die Atemöffnung zeigt bereits in sehr jungem Zustand die Tendenz

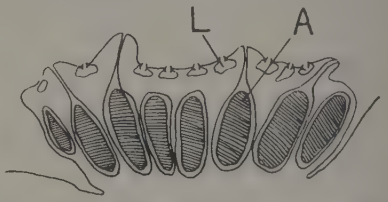


Fig. 22. Schematischer Längsschnitt durch den Antheridienstand von Fegatella conica. Luftkammern an der Oberseite. A = Antheridien.

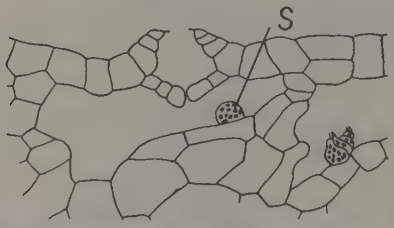


Fig. 23. Ausgewachsene Atemöffnung am Antheridienstand von Fegatella conica. In der Luftkammer befindet sich nur noch eine Assimilatorenzelle = S. Vergr. 175×.

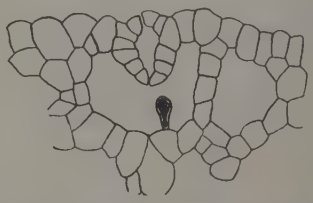


Fig. 24. Jüngere Atemöffnung am Antheridienstand von Fegatella conica.

tonnenförmig zu werden, es kann also dann nur von einem Aussprossen der inneren Kanalzellen gesprochen werden.

Der Antheridienstand ist bezüglich der Verteilung der Luftkammern wieder stark reduziert. Fig. 22 stellt einen schematisierten Längsschnitt durch einen solchen, auf dem Thallus sitzenden Antheridienstand dar. Man erkennt, daß die Luftkammern vornehmlich an der Oberseite sich befinden und klein sind. Die Assimilatoren sind fast völlig verschwunden, hie und da treten vereinzelt welche auf (vgl. Fig. 23), die Atemöffnungen sind tonnenförmig. In jüngerem Zustand ist die Öffnung innen und

außen gleich weit (Fig. 24), im älteren wird sie außen bedeutend weiter (Fig. 23), innen bleibt sie eng.

Ich möchte an dieser Stelle etwas auf Leitgebs Theorie eingehen, die das Auftreten tonnenförmiger Atemöffnungen an den Infloreszenzen von solchen Lebermoosen, die am Thallus einfache Atemöffnungen besitzen, zu erklären sucht.

Er glaubt, daß es wesentlich mechanische Ursachen sind, die eine tonnenförmige Ausbildung hervorrufen. Die Entwicklung der Atemhöhlen beginne auch mit einem Grübchen an der Oberseite des Köpfchens und verlängere sich bald zu einem Kanal. Dann würde die äußere Öffnung wieder geschlossen. Es schreibt weiter wörtlich: „Anfangs berühren sich dieselben (Zellen) infolge der starken Konvexität nur wenig, sehr bald werden die Berührungsflächen immer größer und die Zellen treten bald zapfenartig nach innen, später auch nach außen der sich bildenden Decke hervor. Es ist gar kein Zweifel, daß diese Vorgänge bedingt sind durch das eigentümliche Wachstum des Kopfes.“ Ursprünglich sei der Fruchtknopf halbkugelig, später trete dann ein Breitenwachstum ein, das in der Mitte am größten sei. „Dieser starken Oberflächenvergrößerung entspricht aber nicht ein gleich starkes radiales Dickenwachstum; die an Längsschnitten in Form orthogenaler Trajektorien verlaufenden Zellreihen verlängern sich nicht entsprechend jenem starken Flächenwachstume. Es wird dies notwendigerweise eine gegenseitige Pressung der Oberflächenzellen bedingen, und dieser tangentiale Druck ist es, wie ich glaube, der vorerst wieder zu einer Verschließung der Atemkanäle führt, welche erst wieder geöffnet werden können, wenn er später infolge der starken Gewebestreckung wieder geringer wird. — Infolge jenes Druckes werden nun aber auch die später den Atmungskanal bildenden Zellen nicht mehr jenes Wachstum einhalten können wie die ihnen morphologisch durchaus entsprechenden am Laube, d. h. sie werden nicht in der Richtung der Laub- (hier Scheiben-) Oberfläche, sondern in der darauf senkrechten wachsen, und die diesem Wachstum entsprechenden Zellteilungen werden daher nicht zur Bildung von konzentrischen, in der Oberfläche der Decke liegenden Zellringen führen, sondern es werden die letzteren übereinander gestellt, zu einem senkrecht verlaufenden Kanal sich gruppieren müssen.“ Soweit die Schilderung Leitgebs.

Die Entstehung der Atemöffnungen und Atemhöhlen habe ich entwicklungsgeschichtlich nachgeprüft und bin zu einem anderen Ergebnis gekommen. Die ersten Anzeichen äußern sich in einem kleinen Grübchen, das sich rasch vergrößert. Die Öffnung wird aber im Laufe der

Weiterentwicklung nie mehr geschlossen, was ich stets mit Bestimmtheit feststellen konnte. Sie bleibt bis zu einem gewissen Stadium einfach, d. h. es ist nur ein Loch in der Epidermis vorhanden. Dann geht die Entwicklung aber einen anderen Gang, als ihn Leitgeb konstruierte; dies stellt Fig. 25 dar. Man kann auf einem Handschnitt sämtliche Entwicklungsstadien bekommen, da die Atemöffnungen in der Mitte des Hutes stets denen am Rande einige Teilungsschritte voraus sind. Die Entwicklung ist nun folgende:

Die den Kanal bildenden primären Zellen flachen sich etwas ab (Fig. 25, *2*) und dann bildet sich eine Querwand (Fig. 25, *3*), ähnlich wie bei Marchantia, nur mit dem Unterschied, daß sie dort erfolgt, bevor die Öffnung da ist (vgl. Fig. 2*a*). Nun teilt sich zunächst das untere Segment mehrmals, sodaß das Bild entsteht, wie es Leitgeb öfters abgebildet hat. Erst danach beginnt auch die obere Hälfte sich mehrmals zu teilen. Eine Verengerung oder gar ein Verschluß des Kanals findet nie statt. Es zeigt also dieser Entwicklungsgang, daß gleiche Bildungen doch auf verschiedene Weise entstehen können. Man muß deshalb noch lange nicht einen mechanischen Druck annehmen, der die Zellen gewissermaßen zwingt, nach innen zu wachsen. Im Fall eines Druckes würden sie sich jedenfalls überhaupt nicht mehr teilen. Leitgebs Theorie mag ganz einleuchtend klingen, sie stimmt aber nicht mit der Entwicklungsgeschichte überein.

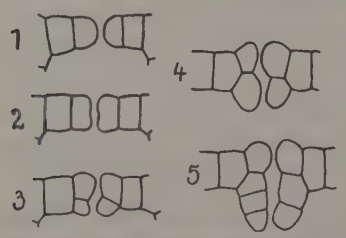


Fig. 25. Schematische Darstellung der Entwicklung der Atemöffnung am weiblichen Hut von Fegatella conica.

Die Kammern an der weiblichen Infloreszenz sind im Gegensatz zu denen am Thallus höher als breit, wie dies auch aus Fig. 21 hervorgeht, und zeigen vereinzelt Aussprossungen an den Seitenwänden.

Schleimzellen sind an letzterer sehr viele vorhanden, ihre ungefähre Verbreitung ist in Fig. 18*a* schraffiert angedeutet. Der Schleim erfüllt öfters auch Atemhöhlen. Über seine Bedeutung ist man sich noch nicht im klaren. Eine Aufgabe als Wasserspeicher könnte ihm insofern zukommen, als die an feuchten Standorten wachsenden Lebermoose gegen Austrocknung sehr empfindlich sind.

Am Thallus wurden sie bereits von Goebel und Prescher nachgewiesen.

Keimpflanzen konnte ich keine untersuchen, weil mir keine reifen Sporogone zur Verfügung standen.

Anatomisch steht Fegatella sehr nahe

c) Corsinia marchantioides Raddi.

Das untersuchte Material stammte aus den Kulturen des Münchner Botanischen Gartens.

Hier läßt sich die Entwicklung der Luftkammern an Handschnitten sehr leicht untersuchen. Fig. 26 stellt einen solchen Medianschnitt dar. Zuerst tritt ein keilförmiger Spalt auf, der sich bald zum Grübchen erweitert und sich analog Fegatella zur Kammer entwickelt. In Fig. 27 ist die Entwicklung nochmals schematisch dargestellt. Die Kammern

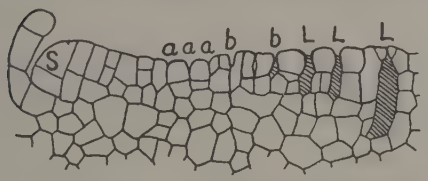


Fig. 26. Medianer Längsschnitt durch den Scheitel von Corsinia marchantioides mit keilförmigem Spalt *a*, Gruben *b* und Luftkammern *L* (schraffiert).

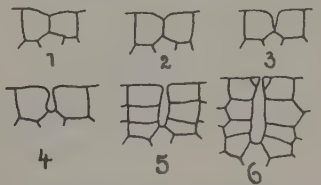


Fig. 27. Schematische Darstellung der Luftkammerentwicklung am Thallus von Corsinia marchantioides.

sind viel höher als breit und haben einfache Atemöffnungen. Sie liegen meist etwas schief. Am Boden der Kammer finden sich je nach den Nahrungsbedingungen wenige unverzweigte Assimilatorenfäden, die ungefähr die halbe Kammerhöhe erreichen.

Satter hat in seiner Arbeit eine Zeichnung abgebildet, die dasselbe zeigt wie meine Fig. 26, doch hält er an der Überwachsungstheorie Leitgebs trotz der Figur fest unter Hinweis auf den Analogieschluß, daß die Antheridien im Laufe ihrer Entwicklung ebenfalls in den Thallus versenkt werden, obwohl sie ursprünglich oberflächlich entstehen. Als Beweis führt er das Vorhandensein von Kutikularmassen in den primären Grübchen an, die ursprünglich oberflächlich gelegen seien. Ich habe diese Kutikularmassen nie beobachtet, weshalb mich sein Beweis auch nicht überzeugen kann.

Die Archegonien und Antheridien sind, was die Luftkammerverbreitung betrifft, ganz reduziert. Die Archegonien werden weder durch einen Träger emporgehoben, noch in das Gewebe versenkt und sind nur von der Kalyptra umgeben. Die Antheridien sitzen im festen Grundgewebe und weisen ebenfalls keine Atemhöhlen auf.

Schleimzellen sind am Thallus nur ganz vereinzelt vorhanden.

Hier möchte ich kurz

d) Exormotheca pustulosa Mitt.

anführen, die mir ebenfalls in schönem lebenden Material zur Verfügung stand. Der Thallus besteht aus großen, hohen Kammern mit verzweigten Zellfäden. Die Atemöffnungen sitzen auf einer zitzenförmigen Erhebung der Epidermis und sind einfach. Die Entstehung der Luftkammern ist exogen als Grube.

Die weibliche Infloreszenz ist gestielt und trägt auf ihrer Oberseite viele Atemhöhlen mit Assimilatorenfäden. Nach Müller sollen die Öffnungen später verschwinden, was ich leider aus Materialmangel nicht prüfen konnte.

Die letzte hier zu besprechende Form mit einfachen Luftkammern ist

e) Targionia hypophylla Linné.

Diese wird im Münchner Botanischen Garten kultiviert.

Der Thallus besteht aus mäßig hohen Kammern mit kugeligen, meist opuntienähnlichen Assimilatoren, die sich auch verzweigen können. Unter der einfachen Atemöffnung finden sich gewöhnlich farblose keulenförmige Zellen, die auf den gewöhnlichen Assimilatorenzellen aufsitzen (Fig. 28).

Fig. 28. Stück des Thallus von Targionia hypophylla mit Assimilatoren und zwei farblosen keulenförmigen Zellen.

Die Entstehung der Luftkammern hat H. Deutsch untersucht. Er fand, daß der Spalt zwischen zwei Oberflächenzellen beginnt und nach innen fortschreitet. Durch wiederholte Zellteilung vergrößert sich die Grube zur Kammer. Doch während dieser Vergrößerung würde die Öffnung wieder verschlossen und würde so lange geschlossen bleiben, bis die Kammer eine entsprechende Größe erreicht hat und die Assimilatoren zu sprossen beginnen. Den primären Spalt habe ich ebenfalls stets deutlich sehen können, doch wird die Öffnung auch hier nie mehr verschlossen, wie es Deutsch schildert, sondern sie bleibt stets erhalten. Sie wird wohl enger und kann leicht übersehen werden. Die Fig. 4 in seiner Abhand-

lung macht auch den Eindruck, daß sie nicht median durch den Kanal gegangen ist und dann natürlich ein Verschluß vorgetäuscht wird.

Es läßt sich also in dieser Gruppe mit einfachen Luftkammern eine deutliche Reduktionsreihe aufstellen, beginnend mit Marchantia und endigend bei Corsinia, Exormotheca und Targionia. Die Reduktion soll sich in dieser Aufstellung nur auf die schrittweise Verminderung der Verbreitung der Luftkammern an den Infloreszenzen beziehen.

B. II. Komplexe Luftkammern.

Allgemeine Bemerkungen und Angabe der verschiedenen Autoren-Ergebnisse.

Nachdem ich bisher die Entstehung und Entwicklung der einfachen Luftkammern geschildert habe, möchte ich zu den Marchantiaceen übergehen, die „gefächerte Luftkammern" besitzen. Goebel hat diese Kammern komplex genannt, indem er darunter „das ganze System primärer und sekundärer Luftkammern zusammen" versteht. Es handelt sich hier um Formen, bei denen die primäre, einfach angelegte Luftkammer sekundär in mehrere Einzelkammern zerlegt wird. Betrachtet man also z. B. einen Thallus von Fimbriaria von oben bei schwacher Vergrößerung, so wird man mehr Felder erblicken, als Atemöffnungen vorhanden sind. Doch kann man sich hier noch einigermaßen die Begrenzung einer Kammer mit ihren Nebenkammern konstruieren, während es bei den viel komplizierter gebauten Formen Reboulia und Plagiochasma ganz unmöglich ist. Bei letzteren erscheint das Gewebe ungemein zerklüftet.

Bevor ich ihre Entwicklungsgeschichte schildere, möchte ich einige Theorien vorausschicken, die sich damit befassen.

Leitgeb schreibt im Wortlaut für Reboulia:

„Die primären, durch Einsenkungen an der Oberfläche entstehenden Luftkammern erscheinen anfangs als enge, tief in das Gewebe eindringende und nach außen von Anfang an geöffnete Kanäle, deren Erweiterung infolge der sehr starken Gewebestreckung aber ungemein rasch vor sich geht, wobei in gleichem Maße auch die Bildung der unvollkommenen Scheidewände (Fächerung der Luftkammern) fortschreitet. Diese Scheidewandbildung geht ebensowohl von dem Boden als den Seitenwänden der Kammer, ja auch von der Decke derselben (der Oberhaut) aus. Die bald breiteren, bald schmal bandförmigen, überhaupt äußerst unregelmäßig ausgebildeten Lamellen wachsen also von allen Seiten in den Innenraum hinein und schieben sich häufig beieinander vorbei. Durch

alle diese Umstände, vorzüglich aber dadurch, daß auch die Seitenwände der Luftkammern an dieser Diaphragmenbildung beteiligt sind, geht die Umgrenzung der Luftkammern an Längsschnitten ganz verloren und die ganze Luftkammerschichte scheint in ein schwammförmiges, durchaus gleichartiges Gewebe aufgelöst. Ganz ähnlich wie am Laube verhält es sich auch am männlichen und weiblichen Rezeptakulum, an welch letzterem die sekundäre Fächerung der ursprünglichen Kammern noch viel schöner hervortritt."

Dieser „sekundären Fächerung" der Luftkammern schließt sich A. W. Dupler an. Nach ihm werden die primären Kammern sehr lebhaft in sekundäre Kammern untergeteilt durch Zellplatten, die als seitliche Auswüchse der primären Wände entstehen. Er bestätigt also die Anschauung Leitgebs. Bezüglich der ersten Anlage der Luftkammern ist er allerdings anderer Meinung. Seine Untersuchungen haben ergeben, daß die Kammer mit einem Interzellularraum beginnt. Ziemlich gleichzeitig mit ihm erfolge auch ein Spalt in der Epidermis. Diese beiden, Interzellularraum und Spalt, entwickeln sich zueinander hin weiter und begegnen sich in der Mitte, wie dies z. B., allerdings nicht der Wirklichkeit entsprechend, Fig. 29 in einem Mikrotomschnitt zeigt.

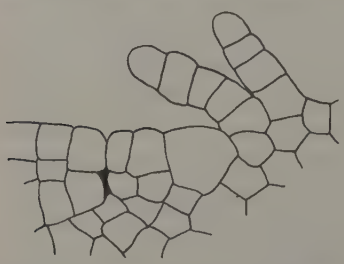


Fig. 29. Beispiel für ein mikroskopisches Bild, wie man es im Mikrotomschnitt oft bekommt und so die Entstehung der Luftkammern falsch deuten kann (s. Text).

Wieder etwas von der genannten Anschauung abweichend, ist die Schilderung von A. W. Evans in seiner Untersuchung über Grimaldia fragrans. Nach ihm entstehen die Luftkammern „in the form of a split a short distance below the surface", also nur endogen, analog Marchantia und Preissia.

Goebel hat die Komplexkammerentwicklung in einer jüngst erschienenen Abhandlung an Wiesnerella denudata studiert, in der er sich für die sekundäre Spaltung bekennt; es „treten zwischen diesen Zellen zunächst schmale, dann aber immer tiefer und breiter werdende Spalten auf".

Es finden sich also bezüglich dieser Entstehung geteilte Ansichten, die einer genauen entwicklungsgeschichtlichen Nachprüfung wert erschienen. Ich beginne die Reihe mit den am einfachsten gebauten Formen und werde am Ende dieses Teils die komplizierteren Grimaldia, Reboulia und Plagiochasma behandeln.

a) Clevea Rousseliana (Mont.).

Das Material stammte wieder aus den Kulturen des Botanischen Gartens München.

Fig. 30 stellt einen annähernd medianen Längsschnitt durch den Thallus von Clevea Rousseliana dar. Die ersten Anfänge der sich bildenden Luftkammern kann man bereits zwischen dem 2. und 3. Segment in einem keilförmigen Spalt erkennen, wie er ja nun genügend bekannt geworden ist. Dieser Spalt entwickelt sich zur Grube, indem er die beiden Oberflächenzellen bis zum Beginn der darunterliegenden Zellen spaltet. Das Wachstum und die Vergrößerung dieser Grube erfolgt nur durch weitere Teilungen der Seitenwände zwischen Segment 4 und 5. Von da an beginnt die Unterteilung in sekundäre Kammern, die aber bei Clevea Rousseliana nur schwach ausgebildet ist. Man bemerkt jedoch bereits zwischen Segment 5 und 6, 6 und 7 den Beginn dieser Unterteilung in dem Eckigwerden der Kammer bei *x*, sie bleibt nicht so abgerundet, wie es die primäre Grube war.

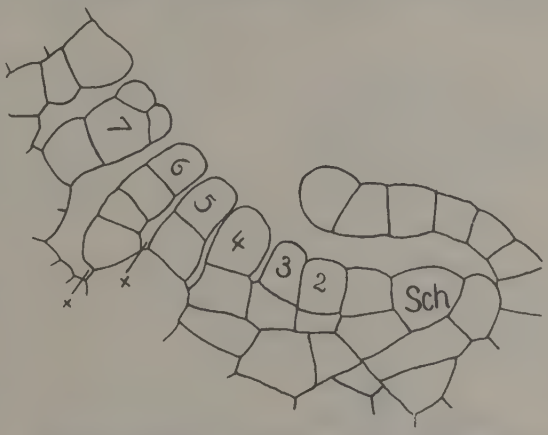


Fig. 30. Medianer Längsschnitt durch den Thallus von Clevea Rousseliana. *3—7* Segmente, *Sch* = Scheitelzelle. Vergr. 460×.

Clevea stellt auch nur einen ersten Beginn der Unterteilung dar, die unregelmäßige Felderung, mehr Kammern als Öffnungen, kommt hier hauptsächlich durch die schiefe (später noch viel stärker werdende) Lage der Kammerwände zustande, doch stellt diese Art einen schönen Ausgangspunkt zu den nachher zu besprechenden Formen dar.

Interessant ist die Verbreitung der Luftkammern am Archegonienstand. Auf Mikrotomschnitten trifft man stets einzelne Kammern, deren Wandungen vollgepfropft sind mit Chlorophyll, jedoch kann man keinen Ausführgang finden. Daß dieser überhaupt nicht vorhanden wäre oder nachträglich wieder verschlossen würde, schien sehr unwahrscheinlich. Jedoch läßt sich der wahre Sachverhalt auf Handschnitten leicht klären. Die Luftkammern münden hier nicht direkt nach außen, sondern in die

Archegonhöhle, wie dies aus der schematischen Zeichnung in Fig. 31 hervorgeht. Das Archegon entsteht ja an der Peripherie des Hutes und wird durch das Dickenwachstum des letzteren allmählich in eine Grube versenkt. Doch mit den ersten Teilungen in der Oberflächen-

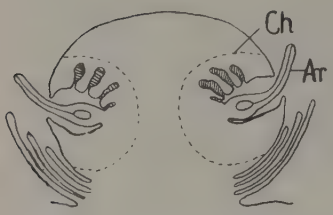


Fig. 31. Schematische Darstellung der Lage der Luftkammern am Hut von Clevea Rousseliana. *Ar* = Archegon, die Luftkammern schraffiert, *Ch* = Chlorophyllgrenze. Vergr. 27×.

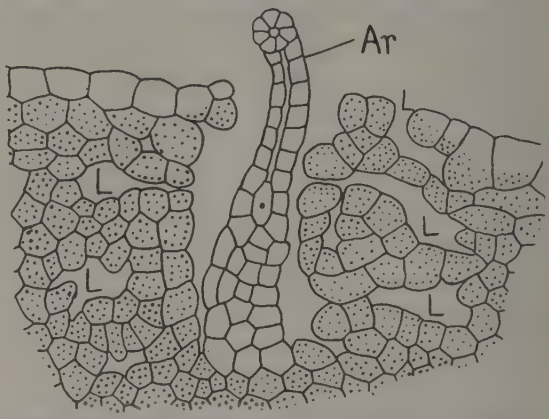


Fig. 32. Teil eines Archegonienstandes von Clevea Rousseliana. *Ar* = Archegon, *L* = Luftkammern.

zelle, aus der das Archegonium hervorgeht, beginnt auch die Bildung der Luftkammern, und zwar werden diese nur über dem Archegonium und zu seinen beiden Seiten als Gruben angelegt (Fig. 33). Mit der Versenkung des Archegons in die Grube wandern auch diese primären Kämmerchen mit und werden so in die Archegonhöhle hineingelagert (Fig. 32). Das Zentralgewebe des Hutes ist ziemlich farblos und dient als Stärkespeicher. Eine Reaktion mit Jodjodkali ergab intensive Blaufärbung.

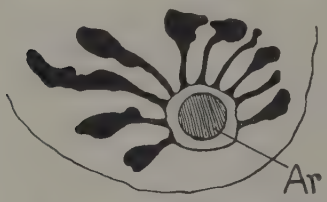


Fig. 33. Schematisches Lagebild der Luftkammern am Hut von Clevea Rousseliana. *Ar* = Archegon (quer getroffen), Schwarz die Luftkammern.

Es werden am Hut meist sechs Archegonien angelegt, die alle um sich herum von Luftkammern umgeben sind und nach der Regel der Äquidistanz angeordnet sind. Man gewahrt bei einiger Vergrößerung in der Mitte eines jeden Feldes einen Längsspalt, den Ausführgang der Archegonhülle. Die Mitte des Hutes (von oben gesehen) ist fast weiß, also chlorophyllfrei.

Die Antheridien sind bei den Cleveiden und Fimbriarien zum Teil in den Thallus eingesenkt. Teilweise wird bei der Antheridienbildung die Luftkammerfolge unterbrochen, und erst wenn erstere herangereift sind, wächst der Thallus mit Luftkammerbildung weiter.

Eine bereits höher entwickelte Form stellt

b) Clevea hyalina (Somm.)

dar, die steril schwer von Peltolepis zu unterscheiden ist. Doch die im Laufe der Entwicklung auf die Oberseite des Thallus zu stehen kommenden Archegonienstände sind ein sicheres Unterscheidungsmerkmal, denn bei Peltolepis stehen sie terminal.

Die Entwicklung der Luftkammern ist hier verhältnismäßig leicht zu verfolgen, da das mit „Hofker" fixierte Material nicht schrumpft und deshalb im Mikrotomschnitt keinerlei Verzerrungen aufweist.

Fig. 34 *a* und *b* stellen zwei Längsschnitte durch den Scheitel von Clevea hyalina dar. Mit *Sch* sei die Scheitelzelle benannt. Bereits zwischen dem 1. und 2. Segment ist ein keilförmiger Membranspalt zu

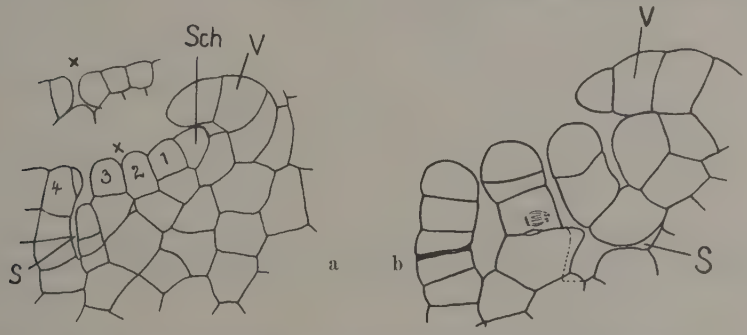


Fig. 34 a u. b. Medianschnitte durch den Scheitel von Clevea hyalina. *1—4* Segmente, *Sch* = Scheitelzelle, *V* = Ventralschuppe, *S* = sekundäre Grube. Vergr. a = 310×, b = 460×.

erkennen, der sich bei Segment 2 und 3 bereits sehr vertieft hat. Diese Stelle ist ein schönes Beispiel für die Unzulänglichkeit eines Mikrotomschnittes. Unter der mit *x* bezeichneten Stelle ist ein scheinbarer Interzellularraum sichtbar, sodaß dieses Bild eigentlich dasselbe ist, wie es Evans an Grimaldia fragrans gesehen und gezeichnet hat. Doch der Nachbarschnitt in der Serie läßt uns den wahren Sachverhalt erkennen. Es war nur ein angeschnittener, mit seiner Öffnung nicht mehr in den Schnitt hineingefallener Seitenkanal der primären Luftkammer, wie dies aus dem Ergänzungsteilbild darüber zu ersehen ist. Die Luftkammern entstehen also auch hier exogen. Ist nun die primäre Grube gebildet, so beginnt eine Spaltung der Zellen, die diese Grube unten und seitlich begrenzen, ähnlich wie es Goebel für Wiesnerella denudata schematisch dargestellt hat, und wie es aus den Zeichnungen Fig. 34 *a* und *b* bei *S* zu ersehen ist. Es kann hier von

einem Auswachsen von Wandzellen gar keine Rede sein, dafür ist die Kammer noch viel zu klein. Sie wird erst durch diese Spälte vergrößert, und mit dem allgemeinen Wachstum und der Streckung des Gewebes teilen sich natürlich auch die zwischen zwei solchen Spalten gelegenen Zellen. Sie werden also erst durch die Spaltung zum „Auswachsen" angeregt. Diese Fächerungen der primären Luftkammer sind anfänglich wohl Zellfäden, sie werden aber durch Breitenwachstum zu Zellplatten. Dies ist nochmals in Fig. 35 schematisch dargestellt. Diesen sekundären Fächerungsvorgaug kann man als eine ins Innere verlagerte Grubenbildung auffassen. Letztere findet hier gewissermaßen zweimal statt, indem sie nochmals von der bereits vorhandenen Grube ausgeht. Würden die Bodenzellen und späteren Zellplatten im festem Gewebeverband bleiben, so würden sie sich auch noch mehrere Male teilen, genau so wie jetzt, wo sie durch den Spalt voneinander getrennt sind.

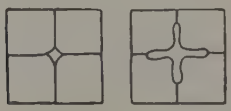


Fig. 35. Schema der Komplexkammerbildung von der Fläche betrachtet.

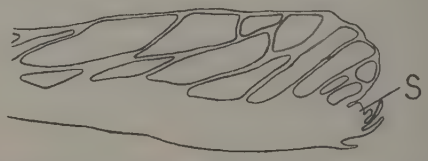


Fig. 36. Lagebild der Luftkammern am Thallus von Clevea hyalina. S = Scheitelzelle. Vergr. 20×.

Es wird die Sache durch die späteren Untersuchungen noch klarer werden.

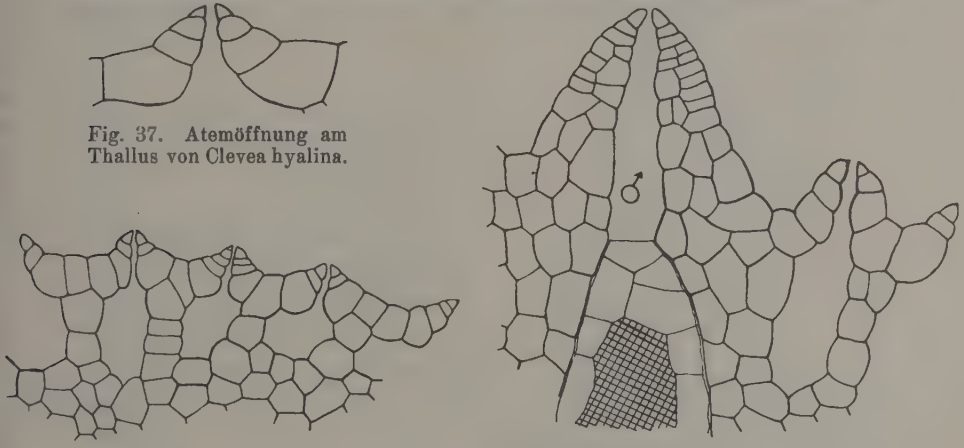
Fig. 36 zeigt die Lage der Luftkammern am Thallus im Längsschnitt. Es sind scheinbar übereinanderliegende Kammern, diese sind aber nur die angeschnittenen Seitenkammern der darüberliegenden primären Mutterkammer.

Die weibliche Infloreszenz stand mir nur in einem einzigen Exemplar zur Verfügung, das aber durch die Fixierung stark geschrumpft war. Doch ließ es noch ziemlich deutlich im Schnitt Luftkammern erkennen, die in ansehnlicher Größe über den Hut verbreitet sind. Bei äußerer Betrachtung unter dem Präpariermikroskop waren keine Atemöffnungen zu erkennen. Im Längsschnitt waren sie auch nicht mehr zu finden. Sie müssen aber im jugendlichen Zustand vorhanden gewesen sein und könnten dann wieder verschlossen (vgl. Dumortiera) oder mindestens sehr verengt worden sein. Eine andere Möglichkeit wäre ein Analogieschluß auf Clevea Rousseliana, also eine Verlagerung in die Archegonienhöhle, was ich für das Wahrscheinlichste halte.

In Fig. 37 ist noch eine Atemöffnung am Thallus im Längsschnitt dargestellt. Man könnte ja auch hier an eine Tendenz, eine kanalförmige Atemöffnung zu bilden, denken, die sich in der ballonförmigen Gestalt der unteren Zelle äußert. Diese Form findet man bei Cleveiden und Reboulia sehr oft.

An der weiblichen Infloreszenz von Peltolepis grandis finden sich Kammern, die wie bei Fegatella (Fig. 21) angeordnet sind, jedoch einfache kanalförmige Atemöffnungen haben (Fig. 38 *a*) und ohne Aussprossungen sind. Genau so verhält es sich mit dem Antheridienstand, es sind ebenfalls Luftkammern mit einfachen kanalförmigen Atemöff-

Fig. 37. Atemöffnung am Thallus von Clevea hyalina.



a b

Fig. 38. a Atemöffnungen am Hut, b Atemöffnung am Antheridienstand von Peltolepis grandis, links Antheridiumausführöffnung mit darunterliegendem Antheridium. Vergr. 175×.

nungen vorhanden, die zwischen den Antheridienausführgängen liegen (Fig. 38 *b*, vgl. auch Fig. 11 und 12 für Lunularia).

Schleimzellen sind bei Clevea hyalina sowohl am Thallus als am Hut keine vorhanden.

c) Fimbriaria Boryana.

Die an Vertretern zahlreiche Gattung Fimbriaria konnte ich an der im Münchner Botanischen Garten kultivierten und reichlich fruktifizierenden Art Fimbriaria Blumeana bezüglich der Luftkammern entwicklungsgeschichtlich untersuchen. Doch stellte sich bald heraus, daß es sich nicht um Fimbriaria Blumeana, sondern sehr wahrscheinlich um Fimbriaria Boryana handeln mußte. Eine genaue Bestimmung war auch nach Stephanis „Species Hepaticarum“ leider nicht möglich. Fimbriaria Blumeana wurde 1925 in Marburg von Ruth Peissel

untersucht. Es fiel mir auf, daß ihre Beschreibungen auffallenderweise mit der hier kultivierten Form übereinstimmten. Ein Vergleich des Marburger Materials mit dem hiesigen bestätigte obige Vermutung, es war mit der hiesigen falsch bestimmten Fimbriaria Blumeana identisch. Ich kann also obige Literatur zum Vergleich heranziehen.

Obige Autorin fand, daß die Luftkammern bei der von ihr als Fimbriaria Blumeana bezeichneten Art schizogen in ursprünglich festgefügtem Gewebe entstehen. Sie bestätigt hiermit das, was Pietsch an den Ricciaceen und Barnes und Land an anderen Marchantiaceen, z. B. an Fimbriaria echinella, festgestellt haben. Sie unterscheidet Haupt- und Nebenluftkammern. Erstere sollen durch „Aufreißen einer Wand" entstehen, die zwei Oberflächenzellen ihrer ganzen Länge nach gleichzeitig spaltet. Letztere sollen ihren Ursprung in einem Interzellularraum haben, der tiefer im Gewebe darin entsteht und im weiteren Wachstum mit der Hauptluftkammer in Verbindung tritt. Über die allererste Entstehung der Hauptluftkammern geben weder der Text noch die Zeichnungen Aufschluß. Das gezeichnete jüngste Stadium entspricht schon einem verhältnismäßig alten Stadium, es ist bereits eine Grube, die sowohl von innen durch einen Interzellularraum als auch von außen her entstehen kann. Verfasserin gibt lediglich die Stellen an, wo die nächsten Luftkammern entstehen würden. Mit dem Ausdruck „Aufreißen" ist gar nichts erklärt. Barnes und Land fanden in ihren vergleichenden Untersuchungen, daß alle Luftkammern durch Spaltung unterhalb der Epidermis zustandekommen. Sie leugnen jede Grubenbildung ab und weisen die Oberflächenüberwachsungstheorie Leitgebs zurück. Es finden sich also hier zwei Darstellungen, von denen keine den klaren Beweis für die wahre Entstehung bringt.

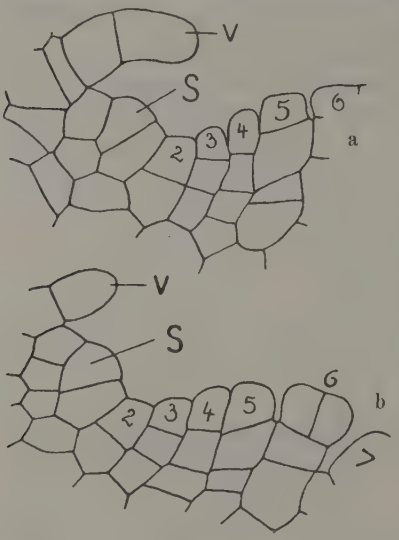


Fig. 39a u. b. Medianschnitte durch den Thallus von Fimbriaria Boryana. 2—7 Segmente, S = Scheitel, V = Ventralschuppe. Vergr. 460×.

Das Objekt fixiert sich ausgezeichnet mit dem Fixiergemisch nach Hofker und weist im Mikrotomschnitt keinerlei Schrumpfungen auf, bietet also Gewähr für eine einwandfreie Untersuchung.

Fig. 39*a* und *b* stellen einen medianen Längsschnitt durch den Scheitel von Fimbriaria Boryana dar. Besonders schön erkennt man in Fig. 39*a* zwischen Segment 3 und 4, 4 und 5 die Spaltung der Epidermiszellen. Wenn dieser Keilspalt die vier Zellen, zwischen denen er auftritt, vollkommen voneinander getrennt hat (vgl. zwischen Segment 5 und 6 Fig 39*a*), rundet er sich unten zur Grube ab. Dasselbe zeigt Fig 39*b*. Durch weiteres Wachstum vergrößert sich diese Grube zur Kammer, indem sich die Bodenzellen und Deckenzellen gleichmäßig teilen. Die Öffnung bleibt aber stets erhalten. Diese primäre Luftkammer wird nun bald zur Komplexkammer, indem sie an ihrem Boden wieder Gruben bildet. Der erste Anfang ist in Fig. 39*b* zwischen

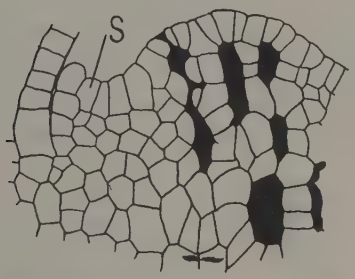


Fig. 40. Längsschnitt durch den Thallus von Fimbriaria Boryana mit Beginn der Komplexkammerbildung in der jüngsten hier sichtbaren Luftkammer. *S* = Scheitelzelle. Vergr. 175×.

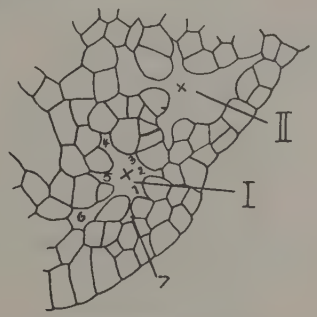


Fig. 41. Flächenschnitt in der Gegend der Scheitelzelle am Thallus von Fimbriaria Boryana. *I*, *II* zwei Kammern, *1*—*7* die sekundären Gruben in der Kammer *I*, × = Primärkammer. Vergr. 310×.

Segment 6 und 7 unten rechts zu sehen. Es ist dies ein weiterer Spaltungsschritt, mit dem natürlich rasches Wachstum parallel läuft. Es kommt so leicht das Bild zustande, das man zur Auswachsungstheorie als Beweis anführen könnte. Dies zeigt Fig. 40. Die jüngsten Stadien sind auf diesem nicht median geführten Schnitt nicht zu sehen. Bei *S* würde sich die Scheitelzelle befinden. Die erste Luftkammer ist schon verhältnismäßig groß und zeigt besonders rechts zwei Zellen, die den Anschein erwecken, als würden sie tatsächlich aus den Wänden hervorsprossen. Um den Gegenbeweis führen zu können, muß man noch einen Flächenschnitt hinzuziehen, wie er in Fig. 41 abgebildet ist. Besonders zeigt die sekundäre Weiterspaltung deutlich die Kammer I. Mit *x* ist die primäre Hauptluftkammer bezeichnet, mit Zahlen ihre durch Unterteilung entstandenen sieben Nebenluftkammern. Die einzelnen Nebenluftkammern sind verschieden weit entwickelt. Man erhält

hier genau dasselbe Bild wie an einem Längsschnitt durch den Thallus mit der Anlage der primären Luftkammern. Besonders bei 1 und 3 ist der keilförmige Spalt schön zu erkennen, bei 2, 4, 5 und 7 hat er sich bereits zur Grube erweitert, bei 6 ist schon eine junge Kammer vorhanden.

Es liegen also die Verhältnisse ganz anders wie es Ruth Peissel geschildert hat. Ihr Interzellularraum, der später mit der Hauptluftkammer in Verbindung treten soll, ist zweifellos eine angeschnittene Nebenluftkammer oder überhaupt eine falsche Beobachtung.

In Fig. 42 ist zur besseren Orientierung noch ein Übersichtsbild von einem Thallusstück abgebildet, das mit Hofkergemisch aufgehellt war. Dieses eignet sich zum Aufhellen dieser Objekte sehr gut und besorgt es rascher und kräftiger wie Kalilauge. Die Kreuze bezeichnen die Lage der Atemöffnungen. Man erkennt bei der unteren Komplexkammer die

Fig. 42. Flächenbild eines ausgewachsenen Thallus von Fimbriaria Boryana. *1—5* Nebenkammern, *a* = Hauptkammer, × bedeutet die Stelle, an der sich die Atemöffnung befindet.

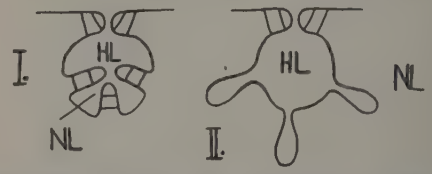


Fig. 43. Schema der Komplexkammerbildung im Längsschnitt, I nach Leitgebs, II nach des Verf. Ansicht. *HL* = Hauptluftkammer, *NL* = Nebenluftkammer.

Unterteilung durch wie Zellfäden aussehende Lamellen, die scheinbar von den Seitenwänden der Primärkammer hervorgesproßt sind. Die Entwicklungsgeschichte hat ja ihre Entstehung klar bewiesen.

Um nochmals Leitgebs Theorie mit meinen Befunden zu vergleichen, so nimmt also ersterer an, daß die primäre Luftkammer durch die Unterteilung durch vorsprossende Wandzellen an Raum und Ausdehnung einbüße, während meine Schilderung gerade das Gegenteil bewiesen hat. Die primäre Luftkammer behält ihre relative Größe bei, sie wird durch die Nebenkammer vergrößert. Beide Anschauungen sind in Fig. 43 in zwei Schemen erläutert. In I nehmen die Nebenluftkammern *NL* einen Raum ein, der bereits der Hauptluftkammer angehört, in II bleibt die ursprüngliche Größe der Hauptluftkammer erhalten, die Nebenluftkammern vergrößern sekundär die Mutterkammer.

Natürlich stellt sich Leitgeb die Sache nicht so vor, daß erst die Kammer groß wird und dann erst die „Lamellen“ hervorsprossen, sondern beides geht Hand in Hand. Mit dem Wachstum der Hauptluftkammer sprossen auch die Zellen hervor. Im Schema läßt sich dies wohl nicht anders darstellen.

Die weibliche Infloreszenz weist keine Komplexkammern mehr auf, nur hie und da findet man vereinzelt sekundäre Wände in die Hauptluftkammer hineinragen. Die Atemöffnungen sind hoch emporgehoben und einfach. Es ist dies das einzige Mal, außer an beiden Infloreszenzen von Peltolepis grandis und dem Antheridienstand von Lunularia cruciata, daß ich am Hut einfache Atemöffnungen fand. Sie werden ebenfalls als Gruben angelegt, nur unterbleibt die „Gabelung“

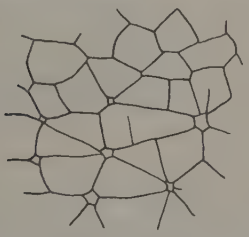


Fig. 44. Oberflächenschnitt einer jungen weiblichen Infloreszenz von Fimbriaria Boryana. Vergr. 460×.

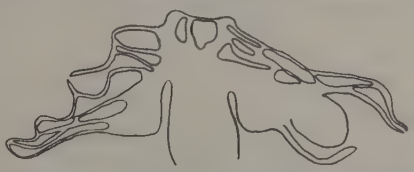


Fig. 45. Längsschnitt durch die weibliche Infloreszenz von Fimbriaria Boryana. Vergr. 10×.

der die Öffnung begrenzenden Zellen, wie es in Fig. 27 für Fegatella geschildert wurde.

Fig. 44 zeigt einen Oberflächenschnitt von einer jungen weiblichen Infloreszenz von Fimbriaria Boryana mit den quer getroffenen jungen Gruben.

Fig. 45 bringt einen Längsschnitt durch eine ältere weibliche Infloreszenz. Man findet da im Schnitt oft übereinanderliegende Kammern. Doch beruht dies darauf, daß die Kammern alle nach dem Mittelpunkt hin konvergieren, also schief liegen und infolgedessen im Schnitt mehrere Kammern getroffen werden. Die Unterteilung unterbleibt fast vollkommen. Es sind einfache Kammern, deren Wände stark chlorophyllhaltig sind. Die Atemöffnung ist stark emporgewölbt (Fig. 46) und zeigt niemals eine Andeutung zu tonnenförmiger Ausbildung. Fig. 47 gibt ein Übersichtsbild der Hutoberseite und zeigt die radiale Anordnung der Luftkammern. Bei x sind kleine Teilungswände, die in die Hauptluftkammer hineinragen, eingezeichnet.

Ein etiolierter Thallus von Fimbriaria Boryana ist insofern interessant, als die Fächerung der Luftkammern fast ganz unterbleibt. Über

jedem Feld befindet sich eine Atemöffnung. Die Kammern sind stark in die Länge gestreckt, die radiale Anordnung der um die Öffnung herum liegenden Zellen verschwindet, die Öffnung stellt eigentlich nur noch ein enges Loch in der Epidermis dar. Ein Beweis dafür, daß die komplexen Kammern von den einfachen entwicklungsgeschichtlich abzuleiten sind.

Fig. 46. Atemöffnung am Hut von Fimbriaria Boryana. Vergr. 49×.

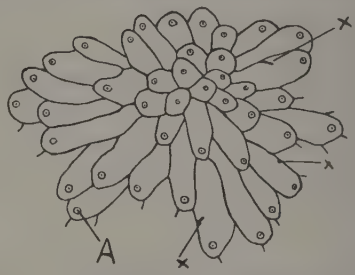


Fig. 47. Oberansicht eines Archegonienstandes von Fimbriaria Boryana. Bei × Lamellen, *A* = Atemöffnung. Vergr. 10×.

Andere Fimbriaria-Arten.

Die Fimbriarien sind im allgemeinen untereinander anatomisch ziemlich gleich gebaut. Es finden sich große geräumige Kammern mit einfachen Atemöffnungen am Thallus und tonnenförmigen am Hut, die teils wenig, teils stark emporgehoben sind.

Fimbriaria Stahlii besitzt kugelige Archegonienstände mit wenig erhabenen, tonnenförmigen Atemöffnungen. Die Kammern neigen sich ebenfalls dem Mittelpunkt der Infloreszenz zu (Fig. 48*a*) und besitzen vereinzelt Aussprossungen, die aber meist nur aus einer Zelle bestehen (Fig. 48*b*).

a b

Fig. 48. a Längsschnitt durch den Hut von Fimbriaria Stahlii. Vergr. 10×. b Teilstück von a. *S* = Reste von Assimilatoren. Vergr. 49×.

Das untersuchte Material stammte aus den Kulturen des Münchner Botanischen Gartens.

Die weibliche Infloreszenz von Fimbriaria Blumeana besitzt tonnenförmige Atemöffnungen, die etwas über die Oberfläche hervorstehen (Fig. 49), ist aber im übrigen gebaut wie Fimbriaria Boryana. Das untersuchte Material stammte aus dem Staatsherbar in München.

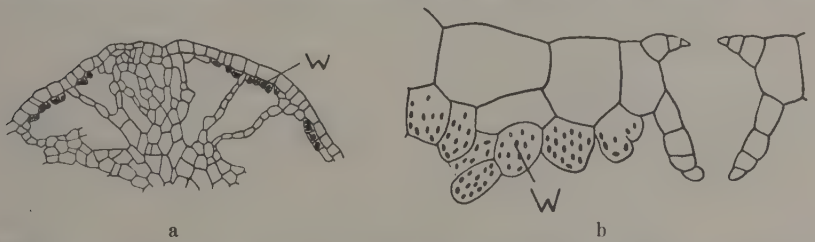
Interessant ist Fimbriaria africana, die mir Herr Geheimrat von Goebel aus seiner reichen Alkoholmaterialsammlung gütigst zur Verfügung stellte. Die Infloreszenz besitzt Wucherungen an der Unterseite der Epidermis, die stark mit Chlorophyll angereichert sind. Dies

zeigt Fig. 50*a* in der Übersicht im Längsschnitt, Fig. 50*b* stärker vergrößert. Am Kammerboden und an den Seitenwänden konnte ich keine Sprossungen nachweisen. Fig. 51 zeigt noch die Verteilung der Luftkammern in der Infloreszenz.

Fig. 49. Atemöffnungen am Hut von Fimbriaria Blumeana. Vergr. 175×.

Hier möchte ich einige kleinere Untersuchungen anführen, die ich an Stephansoniella brevipedunculata Kashap anstellte. Es stand mir nur wenig Material aus der Alkoholsammlung von Herrn Geheimrat von Goebel zur Verfügung.

Der Thallus ist sehr zart und besitzt große komplexe Luftkammern, die mit einer einfachen Atemöffnung nach außen münden. Dieselbe ist anfänglich bedeutend enger, später wird sie ganz weit offen und er-



a b

Fig. 50. a Fimbriaria africana. Teilstück der weiblichen Infloreszenz mit Epidermiswucherungen *W*. Vergr. 49 ×. b Teil von a, stärker vergrößert, 175×.

innert in ihrem Aussehen an die primitiven Grubenöffnungen einer bereits älteren Keimpflanze von Preissia commutata, wie sie Goebel in seiner Organographie, 2. Aufl., I. Teil, pag. 899 abgebildet hat. Die konzentrische Anordnung der die Öffnung begrenzenden Zellen ist völlig verschwunden, die Atemöffnung stellt nur ein Loch in der Epidermis dar, wie es Fig. 52 zeigt. Der Thallus besteht aus der ein Drittel der Dicke einnehmenden Luftkammerschicht und dem darunterliegenden Grundgewebe. Die Kammerwände liegen etwas schief und besitzen Wucherungen, die im einfachsten Fall Zellfäden darstellen oder aussehen, wie die Schuppenanhängsel mancher Marchantiaceen. Drei der häufigsten Typen sind in Fig. 53 abgebildet. Solche Zell-

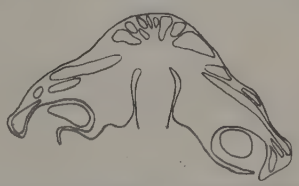


Fig. 51. Lagebild der Luftkammern am weiblichen Stand von Fimbriaria africana. Vergr. 10×.

sprossungen hat auch Goebel bei Wiesnerella denudata gefunden, indem später in die komplexen Luftkammern Assimilationszellen hineinsprossen, ähnlich wie bei Marchantia.

Der Archegonienstand ist kurzgestielt, besitzt Luftkammern mit Wucherungen wie am Thallus und hat die einfachen Atemöffnungen, wie sie oben für den Thallus geschildert wurden. Die Kammern konvergieren auch nach der Mitte des Hutes hin und sind höher als breit.

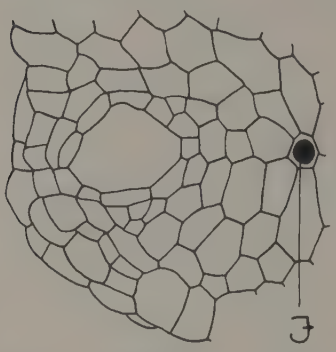


Fig. 52. Stephansoniella brevipedunculata, Atemöffnung am Thallus von oben. J = Zellinhalt, der 16 Jahre dem Alkohol widerstand. Vergr. 175×.

Der Thallus von Aitchinsoniella himalayensis Kashap ist ebenso gebaut wie bei Stephansoniella.

Schleim konnte ich bei allen beschriebenen Fimbriarien am Thallus nur ganz vereinzelt und in verschwindenden Mengen nachweisen, an den Inflorenszenzen etwas mehr, besonders bei Fimbriaria Boryana.

d) Grimaldia dichotoma Raddi.

Über die Gattung Grimaldia liegt eine Spezialuntersuchunng von A. W. Evans an Grimaldia fragrans vor. Seine Ergebnisse möchte ich kurz schildern, um sie später zum Vergleich heranziehen zu können.

Fig. 53. Verschiedene Typen von Aussprossungen am Thallus und Hut von Stephansoniella brevipedunculata.

Evans fand, daß die Luftkammern durch Spaltung im ursprünglich festgefügten Gewebe entstehen. Und zwar entstehe die unter der Epidermis gelegene Kammer durch einen Interzellularraum, der sich von innen nach außen öffnet, er fügt aber hinzu, daß er auch das Umgekehrte gesehen habe, ein Vordringen des Spaltes von außen nach innen. Die Stelle, wo der erste Spalt sichtbar wird, sei nicht immer dieselbe. Er belegt dies mit zwei Abbildungen.

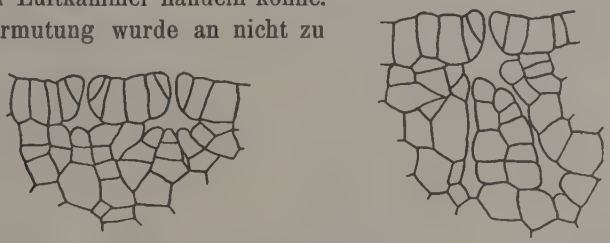
Die tiefer gelegenen Kammern entstehen nach Evans durch Unterteilung der Hauptluftkammer, also nach dem Schema der Komplexkammerbildung, wie wir es schon bei Clevea kennengelernt haben und wie es in Fig. 43 schematisch dargestellt ist. Er erklärt dies mit einer guten Zeichnung. Auswüchse würden hier nur eine geringe Rolle spielen. Soweit die Untersuchungen Evans.

Schiffner spricht sich dafür aus, daß die Komplexkammern dadurch zustandekommen, daß Lamellen von dem Boden und den Seitenwänden der Kammern hervorsprossen.

Da mir Grimaldia fragrans weder lebend noch als Herbarmaterial zur Verfügung stand, konnte ich seine Ergebnisse nicht nachprüfen. Dagegen konnte ich sie mit der im Münchner Botanischen Garten kultivierten Form Grimaldia dichotoma vergleichen.

An Mikrotomschnitten durch den Thallus bekam ich zuerst auch dieselbe Ansicht über die Entstehung der Luftkammern, wie sie Evans ausgesprochen hat. Manchmal sah ich einen Interzellularraum, dem von außen her ein keilförmiger Spalt entgegenlief, beide schienen sich also in der Mitte begegnen zu wollen. Doch zumeist beobachtete ich nur eine von beiden Erscheinungen. Die erstere ließ vermuten, daß es sich auch hier um eine Grubenbildung als erstes Anzeichen der entstehenden Luftkammer handeln könne.

Diese Vermutung wurde an nicht zu



a b

Fig. 54. a Beginn der sekundären Grubenbildung am Boden der primären Luftkammer von Grimaldia dichotoma. b In fortgeschrittenem Stadium.

dünnen Handschnitten, die mit Kalilauge etwas durchsichtiger gemacht waren, bestätigt. Man erkennt bereits zwischen dem dritten und vierten Segment hinter dem Vegetationspunkt einen keilförmigen Spalt, der sich bald zur Grube erweitert. Diesen Spalt hat Evans auch abgebildet in seiner Arbeit (pag. 245, Fig. 7). Doch hat er nicht genügend Gewicht auf diese Erscheinung gelegt. Alle die Interzellularräume, die er als erste Anzeichen gedeutet hat, besaßen bereits ihre Öffnung nach außen, der Nachbarschnitt hätte dies sicher auch gezeigt. Es handelte sich schon um ein etwas älteres Stadium.

Die Entstehung der „more deeply situated chambers" hat er richtig erkannt, was ich an meinen Präparaten bestätigen konnte. Es bilden sich am Boden der primären Luftkammer wieder sekundäre Gruben (Fig. 54 *a*), die sich rasch vertiefen (Fig. 54 *b*) und vergrößern, bis sie ihre normale Größe erreicht haben und im Schnitt dann übereinander zu liegen scheinen. Es handelt sich also auch bei Grimaldia um eine

Komplexkammerbildung. Auswüchse konnte ich niemals im Gewebe selbst finden, dagegen stehen solche Zellfäden direkt unter der Atemöffnung, wie sie auch in Fig. 55 zu sehen sind. Ihre Entstehung beruht aber nicht auf einem Hervorsprossen aus dem Kammerboden, sondern dieses scheinbare Hervorsprossen wird erst durch die sekundäre Spaltung des primären Kammerbodens eingeleitet, ihr allererster Ursprung ist schizogen.

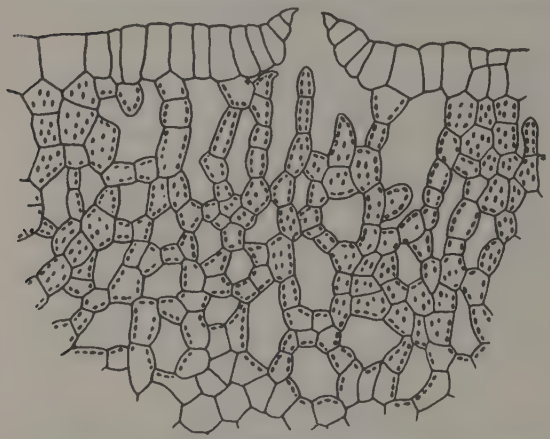
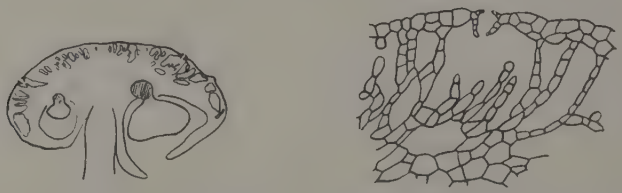


Fig. 55. Thallusstück von Grimaldia dichotoma, um den anatomischen Aufbau in fertigem Zustand zu zeigen.

Fig. 56. Teil der Oberseite einer weiblichen Infloreszenz mit deutlicher Felderung. Vergr. 27×.

An der weiblichen Infloreszenz ist eine geringe Reduktion dem Thallus gegenüber eingetreten insofern, als man auf einer Oberansicht des Hutes eine deutliche Abgrenzung der Kammern wahrnehmen kann (Fig. 56), was am Thallus nicht möglich ist. Die Kammern sind aber



a b

Fig. 57. a Verteilung der Luftkammern am Hut von Grimaldia dichotoma. Vergr. 10×. b Teil von a, stärker vergrößert, 49×.

noch untergeteilt, nur übertreffen hier die Hauptkammern die Nebenkammern bedeutend an Größe, sodaß im Schnitt leicht das Bild von einem Hervorsprossen zustandekommen kann. Die kleinen Anfänge einer sekundären Unterteilung kann man schon in Fig. 56 an der unregelmäßigen inneren Begrenzung der Kammer feststellen (bei x).

Fig. 57 *a* stellt ein Übersichtsbild des Hutes im Längsschnitt dar, Fig 57 *b* einen Teil davon stärker vergrößert. Die Atemöffnung ist tonnenförmig und entsteht nach dem Schema in Fig. 25.

Bei Grimaldia dichotoma hatte ich Gelegenheit, das erste Auftreten von Atemgruben an der Keimpflanze zu untersuchen. Die Sporen wurden auf sterilisierten feuchten Lehm in Petrischalen ausgestreut und waren bereits nach 4 Wochen (im Winter!) zur Bildung von Atemgruben geschritten. Zur Untersuchung wurde nur ein Wasserpräparat gemacht, ohne ein Aufhellmittel, weil die eingeschlossene Luft den Verlauf der jungen Atemgruben bedeutend besser erkennen läßt.

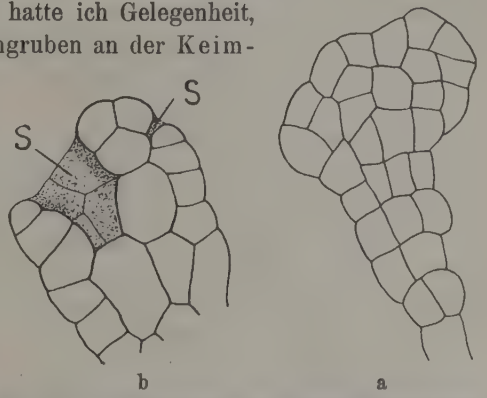


Fig. 58. a Keimscheibe von Grimaldia dichotoma. Vergr. 175×. b Ältere Keimscheibe mit zwei jungen Atemgruben *S*. Vergr. 230×.

Fig. 58 *a* stellt noch eine Keimscheibe dar, die jetzt zur Grubenbildung übergehen würde. Fig. 58 *b* zeigt bereits das erste Auftreten der Atemgruben. Auch hier beginnt die Grube mit einem Auseinanderweichen von Zellen (in der Figur rechts oben), ganz analog der Entstehung der Luftkammern am Thallus. Dieses Grübchen wird nun durch das Wachstum der Keimscheibe allmählich größer. Wenn dann das junge Sporenpflänzchen eine entsprechende Größe besitzt, werden die entstehenden Gruben bereits mit Deckenwachstum ausgestattet, das immer vollständiger wird, bis schließlich der normale Entwicklungsgang erreicht ist. Fig. 59 zeigt zwei ältere Stadien von Atemgruben. Die Keimscheibe wächst anfänglich mit einer zwei-

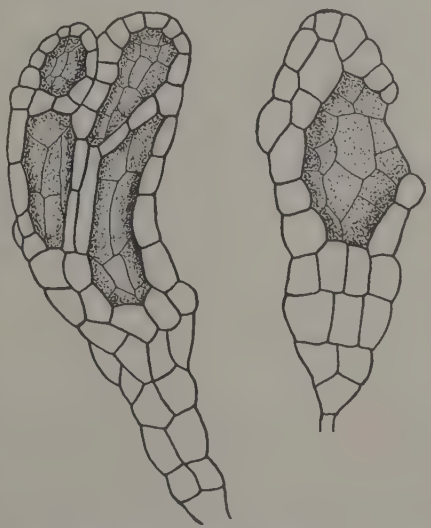


Fig. 59. Zwei ältere Keimpflanzen mit Atemgruben. Vergr. 230×.

schneidigen Scheitelzelle, die später durch eine dreiseitig pyramidale ersetzt wird.

Schleimzellen finden sich am Thallus keine, in den weiblichen Infloreszenzen ganz vereinzelt.

e) Reboulia haemisphaerica Raddi.

Reboulia stellt eine Form dar, die in der Art der komplexen Kammerbildung Grimaldia noch übertrifft. Es liegt eine ausführliche Arbeit von A. W. Dupler vor, in der auch eine große Literatur einer Kritik unterzogen ist. Von den primären Kammern sagt Dupler, daß sie bald von außen her, bald von innen her entstehen und, von beiden Punkten gemeinsam vorwärtsschreitend, sich in der Mitte begegnen. Er bestätigt also das, was Evans an Grimaldia gefunden hat. Er fügt hinzu, daß die primären Kammern sehr lebhaft in sekundäre untergeteilt würden durch Zellplatten, die als Auswüchse der primären Wände entstehen und daß die spätere Entwicklung der Kammern und die sekundäre Teilung hauptsächlich dem Wachstum des Gewebes zuzuschreiben seien, eine weitere Spaltung würde offenbar nur mehr eine geringe Rolle spielen.

Barnes und Land behaupten in ihrer zusammenfassenden Arbeit, daß die primären Kammern endogen mit einem Interzellularraum beginnen, der sich nach außen öffnet.

Ihnen schließt sich Haupt an, indem er sagt, daß die Kammern schizogen entstehen. Er bringt jedoch eine gute Abbildung (Fig. 1 seiner Abhandlung), aus der eigentlich die Entwicklung klar hervorgehen sollte. Er zeichnet einen keilförmigen Spalt ein, der sich zur Grube erweitert, legt ihm aber nicht die Bedeutung bei, die ihm eigentlich zukommt.

Leitgeb sagt von Reboulia: „Die primären, durch Einsenkungen der Oberfläche entstehenden Luftkammern erscheinen anfangs als enge, tief in das Gewebe eindringende und nach außen von Anfang an geöffnete Kanäle, deren Erweiterung infolge der sehr starken Gewebestreckung aber ungemein rasch vor sich geht, wobei in gleichem Maße auch die Bildung der unvollkommenen Scheidewände (Fächerung der Luftkammern) fortschreitet. Diese Scheidewandbildung geht ebensowohl von dem Boden als den Seitenwänden der Kammer, ja auch von der Decke derselben (Oberhaut) aus. Die bald breiteren, bald schmal bandförmigen, überhaupt äußerst unregelmäßig ausgebildeten Lamellen wachsen also von allen Seiten der Kammer in den Innenraum hinein und schieben sich häufig aneinander vorbei.“

Diese vier Autoren, die in vielen Punkten nicht miteinander übereinstimmen, haben also das gemeinsam, daß sie alle ein Auswachsen von Wandzellen annehmen. Eine genaue Nachprüfung ergab nun folgendes:

Mikrotomschnitte sind zum Studium dieser Kammerentwicklung nur in beschränktem Maße geeignet ein klares Bild von dem wahren Sachverhalt zu geben, man muß in solchen Fällen unbedingt Handschnitte zur Ergänzung heranziehen. Vor allem kommt einem hier die in den Kammern eingeschlossene Luft sehr zustatten, um den Verlauf besonders der jungen Kammern verfolgen zu können. Es empfiehlt sich, die Schnitte ein wenig mit Kalilauge zu behandeln, sie werden dann gelblich und lassen die Luftgänge noch deutlicher werden. Man kann so die Entwicklung leicht verfolgen. Man findet schon wenige Segmente hinter dem Scheitel einen keilförmigen Spalt, wie wir ihn bis jetzt noch immer haben verfolgen können, der dann seine Entwicklung in der bekannten Weise fortsetzt. Doch kaum ist die Grube gebildet, so beginnt am Grunde derselben und zu ihren Seiten abermals eine Spaltung des tiefergelegenen Gewebes. Diese sekundären Kammern können sich dann ebenfalls wieder so verhalten wie die primären, indem sie sämtliche erreichbaren Zellwände wieder weiter spalten (Fig. 60). Auch Haupt spricht sich für sekundäre Spaltung aus, wie auch dafür, daß „no chlorophyllose filaments“ gebildet werden, was ich stets bestätigen konnte. Diese Kammern unterscheiden sich von denen bei Fimbriaria nur dadurch, daß sie immer, wenigstens in ihren ersten Stadien, enge schmale Kanäle, die das Gewebe durchsetzen, darstellen, während sie bei Fimbriaria stets kurz und breit sind. Von Auswüchsen kann auch bei Reboulia nicht im geringsten die Rede sein, Chlorophyll führen nur die Kammerwände. Zuerst ist es eine Auseinanderspaltung ursprünglich festzusammenhängender Zellen. Daß dann diese getrennten Zellen sich weiterteilen und zu Zellplatten, eben zu den Kammerwänden werden, ist selbstverständlich. Niemals aber liegen die Verhältnisse so, wie sie Leitgeb und viele andere Autoren annahmen, daß sich von der primären Kammer Wand- und Bodenzellen papillenartig vorstülpen und so zu Zellfäden oder Zellplatten werden. Es setzt sich, wie gesagt, der Vorgang der Grubenbildung im Innern noch öfters fort, und so kommt das ungemein regellose Gewebe zustande, sodaß man am er-

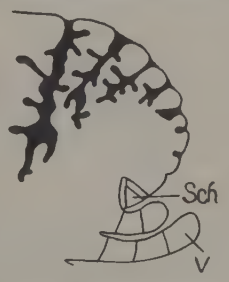


Fig. 60. Medianschnitt durch den Scheitel von Reboulia haemisphaerica. Vergr. etwa 225×.

wachsenen Thallus die ursprüngliche Grenze der Luftkammer garnicht mehr bestimmen kann.

Auch der männlichen und weiblichen Infloreszenz hat Dupler seine Aufmerksamkeit zugewandt. Er fand, daß am jungen weiblichen Rezeptakulum die Luftkammern durch innere Spaltung entstehen, doch beginne bald danach auch ein Oberflächenspalt, der dem Interzellularraum entgegenlaufe, also genau dieselben Verhältnisse wie am Thallus.

Doch ist das erste Anzeichen stets ein Spalt von außen her, wie es bis jetzt bei sämtlichen Formen mit Ausnahme von Marchantia und Preissia der Fall war. Die Unterteilung in sekundäre Kammern beginnt bereits, bevor die Atemöffnung selbst zur Weiterteilung schreitet (Fig. 61). Leitgeb behauptet, daß am weiblichen Rezeptakulum „die sekundäre Fächerung der ursprünglichen Kammern noch viel schöner

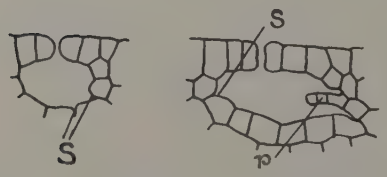


Fig. 61. Reboulia haemisphaerica, sekundäre Grubenbildung am Boden der Primärkammer des weiblichen Rezeptakulums. S = sekundäre Gruben, p = auswachsende Lamelle, die aber durch Spaltung erst zum Auswachsen angeregt wurde.

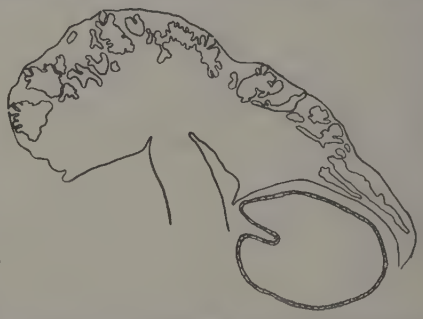


Fig. 62 Verteilung der Luftkammern an der weiblichen Infloreszenz von Reboulia haemisphaerica. Vergr. 27×.

hervortritt". Man kann die Verhältnisse wohl leichter studieren als am Thallus, doch handelt es sich auch hier nicht um Aussprossungen von Kammerzellen, sondern erst um eine Spaltung der Kammerbodenzellen vornehmlich, die sich natürlich weiter teilen, wie wenn sie im festen Gewebeverband bleiben würden, und zu Zellplatten werden. Doch geht diese sekundäre Fächerung nicht so weit wie am Thallus, man kann auf einer Oberansicht noch deutlich voneinander abgegrenzte Kammern unterscheiden, ähnlich wie in Fig. 56.

Fig. 62 zeigt die Verteilung der Luftkammern am weiblichen Stand, Fig. 63 einen Teil davon stärker vergrößert.

Die Atemöffnung ist hier ein sehr langer Kanal (Fig. 64), und zwar ist der innere, in die Kammer hineinragende Teil bedeutend länger als der äußere. Die Entwicklung der Atemöffnung hat Dupler in zwei Stadien abgebildet, sie stimmen mit meinen Ergebnissen (vgl.

Fig. 25) überein. An Mikrotomschnitten bekommt man oft ein Bild, als ob auch hier von der Epidermis Wucherungen gebildet würden, ähnlich wie es bei Fimbriaria africana der Fall ist. Es stellt sich aber bei genauerer Untersuchung heraus, daß es nur angeschnittene primäre Kammerwände sein können (Fig. 64 bei *S*), die ja mit der Epidermis verbunden sind.

Der Antheridienstand von Reboulia weist überhaupt keine Luftkammern mehr auf. Dupler gibt zwar an, daß er sehr wenige Luftkammern am Rande der auf dem Thallus sitzenden Scheibe gefunden habe, die einfache Atemöffnungen besaßen. Cavers bildet sogar kleine tonnenförmige Atemöffnungen ab. Haupt bestätigt die Resultate von Dupler. Ich wenigstens konnte weder auf Hand- noch auf Mikrotomschnitten keinerlei Reste von Luftkammern nachweisen.

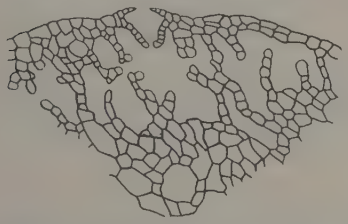


Fig. 63. Teil von Fig. 62, bei stärkerer Vergrößeruug.

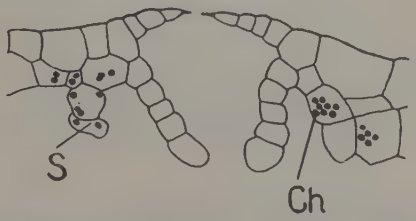


Fig. 64. Atemöffnung am weiblichen Rezeptakulum von Reboulia haemisphaerica. Vergr. 175×.

Schleimzellen fand ich weder am Thallus noch an den Infloreszenzen.

Die letzte Form, die in Bezug auf die komplexe Ausbildung der Luftkammern am höchsten steht, ist

f) Plagiochasma.

Über Plagiochasma existieren verschiedene Arbeiten, die sich mit der Luftkammerentwicklung befassen.

Leitgeb findet, daß „die sekundäre Fächerung auch noch an älteren Thallusteilen sehr auffallend hervortrete".

Barnes und Land behaupten, daß die Luftkammern unter der Epidermis durch Spaltung von Zellwänden, also endogen, entstehen. Über die Komplexkammerbildung sind sie der Ansicht, daß es sich nicht um ein Hervorsprossen nach Leitgeb u. a. handelt, sondern um eine sekundäre Spaltung.

Frl. Starr bestätigt die Feststellung von Barnes und Land von der endogenen Entstehungsweise der primären Luftkammer. Sie zeichnet aber in ihrer Fig. 9 nahe dem Scheitel einen keilförmigen

Spalt ein, ohne ihn weiter zu beachten. Ihre Fig. 10 weist keine Scheitelzelle auf und kann deshalb nicht zum Vergleich herangezogen werden. Für eine endogene Entstehungsweise sind die Interzellularräume, die sie in ihrer Fig. 10 abgebildet hat, verhältnismäßig viel zu groß und waren in dem Präparat zweifellos angeschnittene junge Kammern, deren bereits vorhanden gewesene Öffnung nicht in den Schnitt hineingefallen war.

Fig. 65. Mikrotomschnitt durch den Scheitel von Plagiochasma elongatum mit scheinbaren Interzellularen (schwarz). Erklärung im Text. Vergr. 258×.

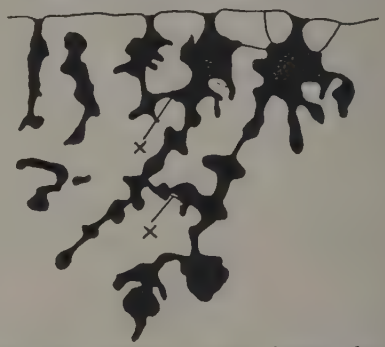


Fig. 67. Schnitt wenig hinter der Scheitelzelle, die Verbindung der inneren Gruben miteinander zeigend (bei ×). Vergr. 310×.

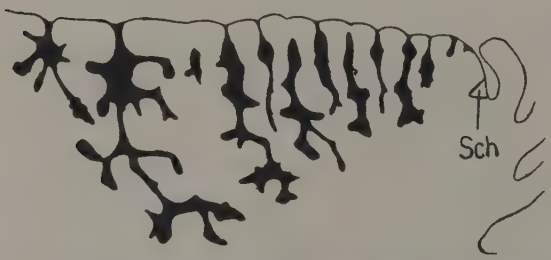


Fig. 66. Schnitt durch den Scheitel von Plagiochasma elongatum; schwarz gehalten die Luftkammern, einige sind mit ihrer Öffnung nicht in den Schnitt hineingefallen. *Sch* = Scheitelzelle. Vergr. 310×.

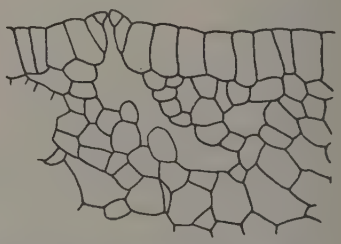


Fig. 68. Längsschnitt durch den erwachsenen Thallus von Plagiochasma elongatum. Vergr. 180×.

Überhaupt werden hier viele Analogieschlüsse gezogen, weil bei den Ricciaceen die Luftkammern nach Pietsch nur endogen entstehen sollen und diese Tatsache oft nur zu gewaltsam auch auf die Marchantiaceen allgemein übertragen wird, obwohl es auch in der Literatur über die Entstehung der Luftkammern bei den Riccien genug Arbeiten gibt, die eine exogene Spaltung annehmen. Hier wäre auch noch eine genaue vorurteilslose Untersuchung zu wünschen.

Mir stand Plagiochasma in schönem lebenden Material aus dem Münchner Botanischen Garten zur Verfügung, und zwar Plagiochasma

elongatum, rupestre und crenulatum. Plagiochasma articulatum untersuchte ich an Alkoholmaterial, das mir Herr Geheimrat von Goebel gütigst überreichte. Ich fand bei allen Arten dieselbe Entstehungsweise der Luftkammern und möchte sie für Plagiochasma elongatum allgemein gültig schildern.

An Mikrotomschnitten allein läßt sich die Sache nicht klären, man findet stets viele Interzellularräume und kann so leicht zur Ansicht neigen, daß das unregelmäßige Kammersystem durch das Auftreten vieler unabhängig voneinander entstehender Interzellularräume zustande

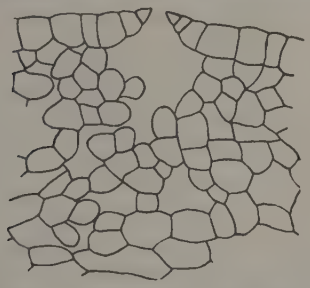


Fig. 69. Längsschnitt durch den erwachsenen Thallus von Plagiochasma crenulatum. Vergr. 180×.

Fig. 70. Übergang zur tonnenförmigen Atemöffnung am Thallus von Plagiochasma elongatum. Vergr. 310×.

käme (Fig. 65). Man muß auch hier, wie so oft, Handschnitte zur Ergänzung heranziehen. Fig. 66 stellt einen solchen dar. Er wurde etwas mit Kalilauge behandelt, es ließen sich dann an ihm die Luftkammern an der eingeschlossenen Luft schön verfolgen. In der Figur

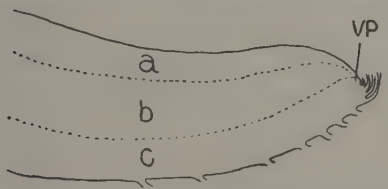


Fig. 71. Plagiochasma. Drei Schichten *a*, *b*, *c*. *Vp* = Vegetationspunkt. Vergr. 27×.

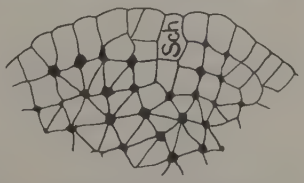


Fig. 72. Plagiochasma elongatum. Oberflächenschnitt an der Scheitelregion. *Sch* = Scheitelzelle, schwarz = die primären Grübchen. Vergr. 270×.

sind diese Luftgänge schwarz gehalten, die Gewebezellen sind der Übersichtlichkeit halber weggelassen. Mit *Sch* sei die Scheitelzelle bezeichnet. Schon dicht hinter dieser erkennt man einen keilförmigen Oberflächenspalt, der sich rasch zur Grube erweitert. Durch stetiges Wachstum wird diese Grube größer und treibt tiefer in das Gewebe und zwischen die neu entstandenen Zellen an den Seitenwänden wieder „Ausläufer". Dieser Vorgang wiederholt sich öfter, sodaß man hier von Gruben dritter und vierter Ordnung sprechen kann. Mit dieser massenhaften

inneren Grubenbildung wächst und streckt sich das Gewebe, die Gruben treten mit denen von Nachbarkammern in Verbindung (Fig. 67 bei *x*), und am erwachsenen Thallus ist überhaupt eine Abgrenzung der Kammern vollkommen verwischt. Fig. 68 gibt einen Längsschnitt durch den fertigen Thallus von Plagiochasma elongatum, Fig. 69 einen von Plagiochasma crenulatum. Beide Arten unterscheiden sich anatomisch nur durch die Atemöffnung, die bei Plagiochasma elongatum kanalförmig ausgebildet

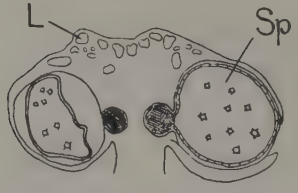


Fig. 73. Längsschnitt durch den Archegonienstand von Plagiochasma rupestre. *L* = Luftkammern, *Sp* = Sporogon. Vergr. 10×.

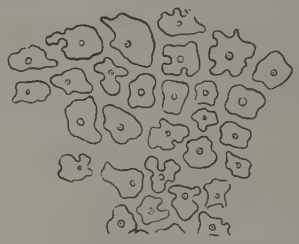


Fig. 74. Oberfläche des Hutes von Plagiochasma elongatum, die „Felderung" zeigend. Vergr. 27×.

ist; gelegentlich findet man auch Übergänge zu tonnenförmigen Atemöffnungen (Fig. 70).

Am Thallus von Plagiochasma kann man drei Schichten unterscheiden (Fig. 71). Eine obere, unter der Epidermis gelegene Schicht mit großen Kammern *a*, eine mittlere, unter dieser gelegene mit kleineren Kammern *b* und die Grundschicht *c*.

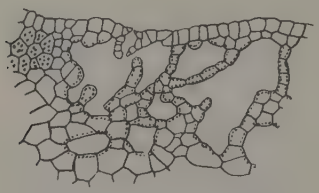


Fig. 75. Teil von Fig. 73. Vergr. 49×.

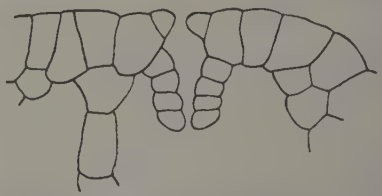


Fig. 76. Plagiochasma rupestre. Atemöffnung an der weiblichen Infloreszenz. Vergr. 175×.

In Fig. 72 ist noch ein Flächenschnitt von der Scheitelregion abgebildet. *Sch* bedeutet die Scheitelzelle, die quer getroffenen primären Grübchen sind schwarz gehalten. Letztere treten schon dicht hinter der Scheitelzelle auf. Man sieht außerdem auf der Figur den Beginn der radialen Teilungen, die also auch bald auftreten.

Von Auswüchsen kann bei Plagiochasma ebenfalls keine Rede sein.

An dem Archegonienstand von Plagiochasma rupestre finden sich an der Oberseite noch kleine Luftkammern, wie es Fig. 73 im Längs-

schnitt zeigt. Die sekundäre Unterteilung ist hier ganz bedeutend reduziert, sodaß man auf einer Oberansicht deutlich voneinander abgegrenzte Kammern unterscheiden kann (Fig. 74). Die in Fig. 75 eingezeichneten scheinbaren „Lamellen" sind in Wirklichkeit angeschnittene Zellplatten, die durch die sekundäre Unterteilung entstanden sind. Aussprossungen konnte ich auch hier keine feststellen. Die Atemöffnung ist tonnenförmig (Fig. 76).

Am Antheridienstand von Plagiochasma rupestre sind noch ganz reduzierte Atemhöhlen vorhanden mit tonnenförmigen Atemöffnungen, ähnlich wie am Antheridienstand von Fegatella conica. Die sekundäre Grubenbildung tritt kaum hervor, es sind Kammern mit scharfer Umgrenzung ohne „Auswüchse".

Am Antheridienstand von Plagiochasma elongatum sind die Luftkammern völlig verschwunden (Fig. 77), genau wie bei Reboulia.

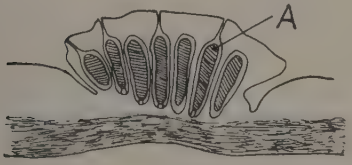


Fig. 77. Antheridienstand von Plagiochasma elongatum ohne Luftkammern, etwas schematisch. *A* = Antheridien.

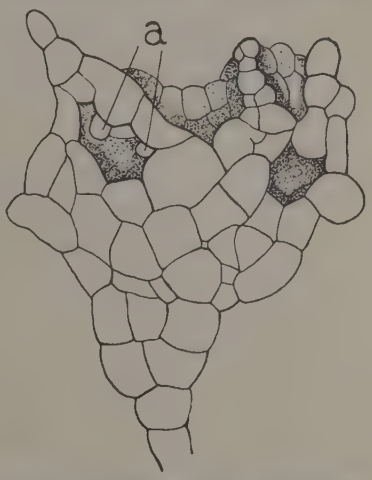


Fig. 78. Keimpflanze mit Atemgruben von Plagiochasma rupestre. Vergr. 300×.

Auch bei Plagiochasma rupestre konnte ich die Grubenbildung bei Keimpflänzchen untersuchen. Die Sporen wurden wieder auf sterilen, feuchten Lehm ausgesät und keimten nach etwa 6 Wochen, was auf die schlechte Beleuchtung im Winter zurückzuführen ist. Nach weiteren 4 Wochen schritten sie zur Bildung von Atemgruben. Die Keimscheibe hatte ein gedrungenes Äußere, im Gegensatz zu den schlanken Gebilden bei Grimaldia. Die Gruben entstanden auch hier durch eine Spaltung zwischen Oberflächenzellen, genau wie es auch in Fig. 58*b* abgebildet ist. Zunächst unterblieb auch hier das Deckenwachstum, es trat erst an der älteren Keimpflanze auf. Dagegen ließen sich stets am Boden der Gruben Gebilde nachweisen, die wie Aussprossungen aussahen (siehe in Fig. 78 bei *a*), doch konnte ich ihre Entstehung nicht mit Sicherheit feststellen.

Schleimzellen fand ich am Thallus von den verschiedenen Plagiochasma-Arten nur vereinzelt, an den Archegonienständen etwas mehr, vornehmlich in den Kammerwänden, dagegen fehlten sie an Antheridienständen vollkommen.

Zusammenfassung.

1. Die Luftkammern entstehen nur bei Marchantia und Preissia endogen durch einen Interzellularraum, der erst nach entsprechender Größe zur Bildung der Atemöffnung schreitet.
2. Bei allen übrigen Marchantiaceen entstehen die Luftkammern exogen durch Grübchen, die aber nicht nach Leitgeb durch „Einsenkung" und Überwachsung eines ursprünglich an der Oberfläche gelegenen Punktes, sondern durch richtige Membranspaltung zustandekommen, die von außen nach innen fortschreitet.
3. Die Luftkammern entstehen an den Infloreszenzen in gleicher Weise wie am zugehörigen Thallus. Bei Marchantia und Preissia endogen mit späterer Bildung der Atemöffnung, bei den übrigen durch Grübchenbildung, an denen die Öffnung von vornherein vorhanden ist und nie mehr verschlossen wird.
4. Die tonnenförmigen Atemöffnungen der Infloreszenzen bei den Formen, die am Thallus einfache besitzen, werden nicht durch Druckverhältnisse, wie sie Leitgeb annahm, zur tonnenförmigen Ausbildung gezwungen, sondern entstehen wie bei Marchantia (vgl. Fig. 4 und 25), nur mit dem Unterschied, daß dort die Öffnung selbst erst später gebildet wird, während sie hier von vornherein vorhanden ist.
5. Die Atemöffnungen an den Infloreszenzen sind meist enger als die am Thallus und weisen mehr Begrenzungszellen im Längsschnitt auf, was in Verbindung mit der kleineren Ausdehnung der Kammern einen Transspirationsschutz darstellt. Dabei sind die innersten Kanalzellen meist ballonartig entwickelt und lassen so nur noch eine enge Öffnung frei.
6. Die komplexen Luftkammern entstehen nicht durch Sprossungen, die vom Boden und den Seitenwänden der primären Luftkammer gebildet werden, sondern durch sekundäre Spaltung (ins Innere verlagerte Grubenbildung).
7. Vorliegende Untersuchungen haben erneut bewiesen, daß es sich bei den Marchantiaceen nicht um eine aufsteigende Reihe nach Leitgeb, mit Marchantia beginnend, handelt, sondern um eine absteigende, reduzierte mit der höchstentwickelten Form Marchantia. Diese Auffassung wird gestützt durch folgende Punkte:

a) An etiolierten Sprossen von Marchantia oder Preissia fand ich niemals einfache oder vereinfachte Atemöffnungen. Es war stets nur die Zahl der radialen Teilungen vermindert.
b) Dagegen finden sich bei anderen Formen, die sonst am Thallus einfache Atemöffnungen haben, Übergänge zu tonnenförmigen (Plagiochasma, Fig. 70 dieser Abhandlung).
c) Die tonnenförmigen Ausbildungen der Atemöffnungen an den Infloreszenzen der Arten, die am Thallus einfache besitzen, werden bedingt durch das Auftreten einer Querwand (Fig. 25 *3* und *4*), ganz analog der Entwicklung am Thallus von Marchantia (Fig. 2 *a*).
d) Die Luftkammern nehmen in ihrer Verbreitung an den Infloreszenzen kontinuierlich ab, um am Antheridienstand von Reboulia und Plagiochasma vollkommen zu verschwinden.
e) Bei einigen Formen mit komplexen Kammern treten innerhalb der Kammern noch eigene Assimilatorenzellen als Sprossungen der Kammerwände auf (vgl. Wiesnerella, Stephansoniella), die sonst allen anderen Formen fehlen und nur den „typischen" Marchantiaceen Marchantia, Preissia, Lunularia, Fegatella, Targionia, Corsinia und Exormotheca eigen sind.

Sämtliche Figuren mit Ausnahme von 5*a*, 17 I, 25, 27, 31, 33, 35, 42, 53, 71 wurden mit dem Zeichenapparat von R. Winkel, Göttingen, hergestellt.

Vorliegende Arbeit wurde am Pflanzenphysiologischen Institut der Universität München-Nymphenburg in der Zeit vom 28. April 1928 bis 9. März 1929 ausgeführt.

Das untersuchte Material stammte in der Mehrzahl aus den Kulturen des Münchner Botanischen Gartens, teils aus dem Staatsherbar in München teils aus der Alkoholmaterialsammlung von Herrn Geheimrat von Goebel. Für die freundliche Überlassung bin ich den Herren Geheimrat von Goebel, Professor Dr. Kupper und Konservator Dr. von Schönau zu Dank verpflichtet.

Insbesondere gilt mein tiefgefühlter Dank meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Geheimrat von Goebel, der die Anregung zu vorliegender Arbeit gab und mir stets unermüdlich mit seinem bewährten Rat zur Seite stand.

Literatur.

1. Barnes und Land, The origin of airchambers. Bot. Gaz. 1907, Vol. **54**, p. 197—213.
2. Beauverie, J., Étude des Modifications morphologiques de thalles de Marchantia et de Lunularia. Lyon 1897, im Extrait des Annales de la société Linnéenne de Lyon.
3. Bergdolt, E. F., Untersuchungen über Marchantiaceen. Bot. Abhandl. Heft 10, Jena, Gustav Fischer 1926.
4. Black, Caroline, The morphology of Riccia Frostii. Ann. Botany 1913, **27**, p. 511.
5. Deutsch, H., A study of Targionia hypophylla. Bot. Gaz. 1912, 53, p. 492—503, f. 1—13.
6. Dupler, A. W., The air chambers of Reboulia haemisphaerica. Bull. Torrey Bot. Club, 1921, vol. **48**.
7. Evans, A. W., The air chambers of Grimaldia fragrans. Bull. Torrey Bot. Club **45**, 1918, p. 235—251, f. 1—14.
8. Gehrmann, K., Über Marchantia polymorpha. Ber. d. d. bot. Ges., 1909, Bd. **27**, p. 341—348.
9. Goebel, K. von, Organographie der Pflanzen. 2. Aufl., II. Teil, 1. Bd. Bryophyten, p. 613, ff.
   — Zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Arb. des Bot. Instituts Würzburg, Bd. **2**, p. 529—535, Leipzig 1882.
   — Die Muscineen, in Schenks Jahrbuch der Botanik. Bd. **2**, p. 315—363, Breslau 1882.
   — Zur Kenntnis der Verbreitung und der Lebensweise der Marchantiaceengattung Exormotheca. Flora (1905), Bd. **95**, p. 244—250.
   — Wiesnerella denudata. Ann. de Jardin botan. de Buitenzorg, 1928, vol. **39**, p. 97.
10. Haupt, A. W., The gametophyte and sex organs of Reboulia haemisphaerica. Bot. Gaz., 1921, **61**, p. 48—58, f. 1—21.
11. Hirsch, P., The development of the airchambers in the Ricciaceae. Bull. Torrey bot. Club. 1910, **37**, p. 73—77, f. 1—6.
12. Leitgeb, H., Untersuchungen über die Lebermoose. Heft 6, Graz 1881.
   — Die Atemöffnungen der Marchantiaceen. Sitz.-Ber. d. Kaiserl. Akademie d. Wiss., 1880, Bd. **81**, Februar-Heft, 1 Tafel.
13. Müller, Karl von, Die Lebermoose. Bd. **6** in Rabenhorsts Kryptogamenflora, Leipzig 1911.
14. Peissel, Ruth, Bau und Entwicklungsgeschichte von Fimbriaria Blumeana. Bot. Arch., 1925, **10**.
15. Pietsch, W., Entwicklungsgeschichte des vegetativen Thallus, insbesondere der Luftkammern der Riccien. Flora **103**, 1911, pag. 347—384.
16. Prescher, Die Schleimorgane der Marchantien. Sitz.-Ber. d. Kais. Akademie d. Wiss., math.-phys. Klasse, 1882, Bd. **86**, 1. Abt., p. 132—158, 2 Tafeln.

17. Satter, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte des Lebermoosantheridiums. Sitz.-Ber. d. Kais. Akademie d. Wiss., math.-phys. Klasse, 1882, Bd. **86**, p. 180 Fußnote, 1 Tafel, Fig. 21.
18. Schiffner, V., Morphologische und biologische Untersuchungen über die Gattungen Grimaldia und Neesiella. Hedwigia, 1908, Bd. **47**, p. 306—320.
19. Solms-Laubach, Graf zu, Über Exormotheca Mitt., eine wenig bekannte Marchantiaceengattung. Bot. Ztg. 1897, p. 1—16, Tafel 1.
20. Starr, A. M., A mexican Aytonia. Bot. Gaz. 1916, Bd. **61**, p. 48—58.
21. Stephany, F., Species Hepaticarum, Vol. **1**, Anakrogynae, Separat-Abdruck aus dem Bulletin et Memoires de l'herbier Boissier, 1900.
22. Vöchting, Über die Regeneration der Marchantien. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Botanik, 1885, Bd. **16**, p. 367—414, Tafel XII und XIII.
23. Voigt, W. E. A., Beitrag zur vergleichenden Anatomie der Marchantiaceen. Bot. Ztg. 1879, Nr. 46 und 47.

Über die Schleimorgane der Myriophyllum-Arten und ihre Überwinterungsweise, als systematische Merkmale.

Von **A. Sokolowskaja.**

(Aus dem Laboratorium für Pflanzenmorphologie und Systematik am Peterhofer Naturwissenschaftlichen Institut.)

Mit 6 Abbildungen im Text.

I. Die Schleimorgane als Merkmale systematischer Ordnung.

Schon seit längerer Zeit beschäftigt die Botaniker die Frage von den Schleimorganen.

Bereits im Jahre 1850 weist Benjamin (1) als erster hin auf das Vorhandensein von farblosen Zellenauswüchsen, „Primitivwärzchen", auf den Blättern von Myriophyllum, von zipfelartigem Aussehen. Indem er in den Zellen derselben glänzende, lichtbrechende runde Körperchen beobachtete, welche von ihm für Luftbläschen gehalten wurden, nahm Benjamin an, daß diese Bildungen den Zweck hätten, die keulenartigen Verdickungen — „Turio" — im Wasser schwebend zu erhalten. Irmisch (8) erwähnt 1859 längliche Borsten, die auf den Blättern von Myriophyllum verticillatum vorkommen, welche Winterknospen bilden. Jedoch begnügt er sich nur mit der bloßen Feststellung.

Ebenso erwähnt Eichler (6) 1861 nur vorübergehend den Zellenauswuchs auf dem Blattende von M. verticillatum. 1870 beschreibt J. Borodin (2) ähnliche Auswüchse und hält sie für Spaltöffnungen der Wasserpflanzen. Dieses wird indessen später von Magnus (9) widerlegt, welcher diese Schuppen für Nebenblätterbildungen, „Stipular-Gebilde", hält.

Eine ganze Reihe von späteren Arbeiten: Hegelmaier (7), Schenk (14), Vöchting (19) u. a. behandeln hauptsächlich den anatomischen Bau dieser Auswüchse auf den Myriophyllumblättern. Endlich bringt Schilling (15) in seiner Arbeit, welche speziell der Schleimbildungsfrage bei den Wasserpflanzen gewidmet ist, einiges Licht in das Wesen

der farblosen, trichomatischen Auswüchse bei Myriophyllum. (Einer speziellen Untersuchung wurde M. spicatum unterworfen.) Diese Gebilde werden von ihm als Schleimorgane erkannt, wie er deren ähnliche auch bei einer ganzen Reihe von Wasser- und Sumpfpflanzen findet, wie z. B. bei Ceratophyllum, Nymphaea, Ranunculus, Caltha u. a. Dabei schreibt er dem von diesen Pflanzen ausgeschiedenen Schleim die Rolle eines Schutzmediums zu vor der unmittelbaren Berührung der jungen Teile des wachsenden Organismus mit dem Wasser. Darauf hatte Goebel (4) (S. 233) schon im Jahre 1893 hingwiesen.

Während meiner Beobachtungen im Sommer 1928 an Myriophyllum — es wurden beobachtet: M. verticillatum L, M. spicatum L. und M. alterniflorum DC. — erregten meine Aufmerksamkeit sowohl die Zellenauswüchse auf den Blättern, als auch ihre ordnungsmäßige Verteilung, welche einer jeden beobachteten Art zueigen ist.

In der Arbeit von Glück (3) 1924 finden wir einen Hinweis darauf, daß die Trichome oder Myriophyllindrüsen bei M. verticillatum nicht nur auf die Enden der Blattsegmente und auf ihre Achseln verteilt sind, sondern daß auch die ganze übrige Oberfläche der Blattspreite mit solchen Gebilden besät ist.

In der ferneren Behandlung dieser Frage bei M. spicatum meint Glück (3): „Die Myriophyllindrüsen sind ganz ähnlich am Blatt verteilt, als wie bei M. verticillatum". Jedoch werden wir aus dem folgenden ersehen, daß Glück gewissermaßen das von Perrot (11) früher gemachte Versehen wiederholt; denn dieser wies schon 1900 darauf hin, daß die „appendiculaires" (dasselbe, was Glück u. a. Trichome nennen) bei M. spicatum auf den Blättern genau ebenso verteilt sind wie bei M. verticillatum. Von M. alterniflorum sagt Glück, daß er auf den Enden der Blattsegmente dunkle Gebilde fand, die Spuren von Myriophyllindrüsen.

Außer den genannten Hinweisen ist die Frage von den Schleimorganen bei den Myriophyllum-Arten, als einem Merkmal systematischer Ordnung, in der Literatur bis jetzt wesentlich nicht behandelt worden. Indem sie die trichomatischen Auswüchse beschreiben, beschäftigen sich die meisten Autoren hauptsächlich mit deren funktionellen Bedeutung und geben ihre morphologische Charakteristik.

Zur Klärung dieser Frage, die mich sehr beschäftigte, wurde von mir ausgiebiges lebendes Material untersucht im Rayon der Borodinschen Biologischen Süßwasserstation (Karelia, D. Kontschesero) und der Seen in der Umgegend des Peterhofer Naturwissenschaftlichen In-

stituts, in welchem auch hauptsächlich die Beobachtungen ausgeführt wurden.

Die vom lebenden Material gewonnenen Resultate wurden noch durchgeprüft am Herbarmaterial des Botanischen Museums der Akademie der Wissenschaften, des Leningrader Botanischen Gartens, des Laboratoriums für Pflanzensystematik und Geographie der Universität Leningrad.

Fig. 1.

Im ganzen wurde geprüft:

	Lebendes Material:		Herbarmaterial:		
M. verticillatum:	200	Expl.	136	darunter generative	90
M. spicatum:	200	„	186	„ „	122
M. alterniflorum:	100	„	35	„ „	23

d. h. der größere Prozentsatz der durchgesehenen Herbarexemplare war unbestreitbar richtig, was die Bestimmung betrifft.

Beobachtungen in dieser Richtung ergaben folgendes klare Bild von der Verteilung der Schleimorgane, oder Drüsen, wie ich sie kurzerhand nennen werde.

Myriophyllum verticillatum: Die Drüsen sitzen sowohl an den Enden der Blattsegmente, als auch in den Achseln derselben. Sie besetzen auch die ganze Oberfläche der Blattspreite, wie aus Fig. 1 zu ersehen

ist. Es sei darauf aufmerksam gemacht, daß die Drüsen immer auf der Außenseite der Blattspreite angebracht sind.

Myriophyllum spicatum: Durch die Drüsen finden die Blattsegmente ihren Abschluß und sitzen in den Blattachseln; die Blattspreite ist solcher Gebilde völlig bar (Fig. 2).

Myriophyllum alterniflorum: Die Drüsen sitzen an den Enden der Blattsegmente und ebenfalls auch am Blattgrund; in den Segmentachseln und an der Oberfläche der Blattspreite fehlen die Drüsen völlig (Fig. 3).

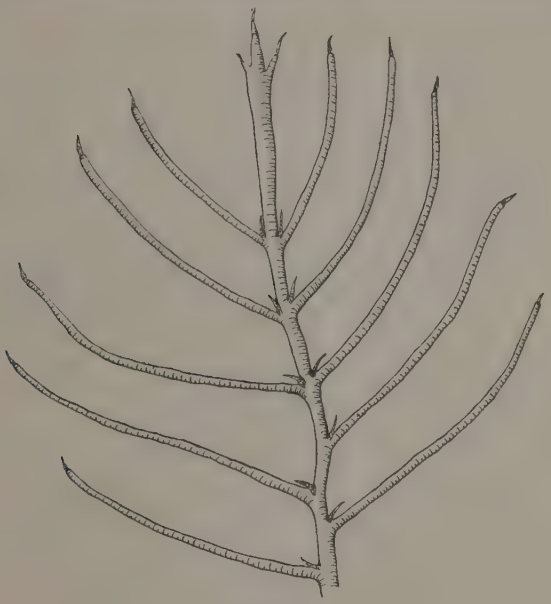


Fig. 2.

Analoge Bildungen wurden auf den weiblichen Blüten von M. alterniflorum gefunden, was in der Literatur nicht erwähnt wird.

Somit sehen wir, daß die Schleimorgane oder Drüsen nach dem Charakter ihrer Verteilung systematische Merkmale sind, welche uns erlauben, zwei so nahverwandte Arten, wie M. verticillatum und M. spicatum, voneinander zu unterscheiden und geben sie ebenfalls ein vorzügliches Bild von M. alterniflorum.

Es sei noch bemerkt, daß systematische Hauptmerkmale der zwei ersten Arten die Form und die Größe des Deckblattes sind.

Im Falle von M. verticillatum sind die Nebenblätter alle gefiedert, die untersten lang, die Blüte überragend, die oberen der Blüte gleich.

Im Falle von M. spicatum sind die Nebenblätter nur bei den unteren Blüten gefiedert, der Blüte gleich, oder ein wenig länger, die übrigen jedoch einfach und kürzer als die Blüten.

Infolge Fehlens von generativen Organen, verbunden mit der morphologischen Strukturähnlichkeit der vegetativen Teile, sind diese zwei Arten schwer voneinander zu unterscheiden. So gibt uns das Drüsenmerkmal die Möglichkeit, bei der Bestimmung dieser Arten eine Wirrnis zu vermeiden.

Fig. 3.

Des weiteren entsteht die Frage: wieweit konstant die Drüsenmerkmale für die Blätter von Myriophyllum sind.

Glück (3), Schilling (15) u. a. sind darin einig, daß diese Gebilde nur auf jungen Blättern vorkommen und auf den alten absterben.

Diesbezügliche Beobachtungen erwiesen, daß die Drüsen richtig für gewöhnlich sich nicht während der ganzen Vegetationsperiode auf allen Pflanzenteilen durchhalten. Aber diese Gebilde sind nicht nur den jungen Blättern eigentümlich.

Am Anfang des Sommers und ebenfalls in seiner Mitte (Juni, Juli) findet man die Drüsen nicht nur auf jungen, sondern auch auf

völlig entwickelten Blättern. Indem die Drüsen aber auf den jüngsten Blättern ihre normale Form bewahren, die längliche, fadenartige, verändern sie dieselbe im Lauf ihrer Entwicklung. Es geht eine allmähliche Zellenvernichtung vor sich, angefangen von der obersten, und die Drüsen bekommen das Aussehen von kleinen stumpfen Auswüchsen und sterben in den untersten Blattquirlen vollständig ab, d. h. auf den ältesten Blättern. Zum Schlusse der Vegetationsperiode (August, September) sterben die Drüsen fast in allen Teilen ab, erhalten sich aber hauptsächlich in den obersten Trieben.

Der Absterbungsprozeß geht allmählich vor sich. Zuerst verschwinden die Drüsen an den Enden der Blattsegmente, sodann verliert sie die Blattspreite (bei M. verticillatum), am längsten verweilen sie in den Segmentachseln.

Ungeachtet dessen, daß die Drüsen Altersmerkmale sind, welche im Laufe der Entwicklung und zunehmenden Alters des Organismus verschwinden, können sie doch an den obersten Trieben leicht festgestellt werden, oder auch auf den Winterknospen, auf welchen sich die Drüsen im Herbst bilden und sich den ganzen Winter hindurch erhalten [1]).

II. Die Überwinterungsweise.

Die frühesten Beobachtungen in dieser Frage wurden von Vaucher (18) im Jahre 1830 gemacht, welcher davon sprach, daß die Myriophyllum-Stengelspitzen zum Ende des Sommers feste Knospen bilden. Den Begriff „Turionen" oder Winterknospen finden wir in den Arbeiten von Benjamin (1), Schilling (15), Goebel (4), Wagner (20) u. a. Jedoch geben uns diese Arbeiten keine Vorstellung von der Überwinterungsweise einer jeden Art, denn keiner von den genannten Autoren beschäftigt sich ausführlicher mit dieser Frage. Bestimmtere Angaben über die Überwinterungsweise von Myriophyllum finden wir bei Glück. Er führt den Begriff „Turionen" bei Myriophyllum verticillatum ein und

---

1) Für die schnelle und unfehlbare Auffindung der Drüsen auf den Myriophyllumblättern ist es am ratsamsten, das Blatt unter dem Mikroskop bei dreifacher Vergrößerung zu betrachten. Die Drüsen sind auch durch die Lupe sichtbar bei 20-, 16- und gar 10facher Vergrößerung, doch muß man sie im letzteren Falle mit Metylenblau färben, dann erhalten diese Gebilde eine intensiv blaue Färbung.

Bei der Durchsicht des Herbarmaterials empfiehlt es sich das Blatt mit Reaktiven zu behandeln, wie z. B. KOH, Glyzerin; doch meistens genügt es, das Objekt in einen Tropfen Wasser zu legen.

Laubtriebe oder Rhizome bei M. spicatum und M. alterniflorum. Indem aber Glück hauptsächlich M. verticillatum seine Aufmerksamkeit schenkt, behandelt er die beiden anderen Arten nur vorübergehend.

Die Beobachtungen, welche im Laufe des Frühlings, des Sommers und des Winters 1928—29 ausgeführt wurden (wobei sie sowohl in der Natur, als auch parallel an den Kulturen gemacht wurden), ergaben folgende Resultate:

Myriophyllum verticillatum.

Schon im Hochsommer (Juni, Juli) lassen sich an den Blattquirlen kleine Knospen beobachten, welche fast geschlossen bleiben und zum Schluß der Vegetationsperiode sich vergrößern (August, September). Sie bilden keulenartige Verdickungen, 1,5—4 cm lang. Bei M. verticillatum bilden sich die Knospen hauptsächlich am unteren Stengelteil, wo sie auf kurzem Füßchen angebracht sind. Viel seltener werden die oberen Stengelteile durch solche Knospen abgeschlossen. Und doch trennen sich sowohl die oberen, als auch die unteren seitlichen Knospen leicht vom Mutterstengel ab und fallen auf den Boden des Wasserbeckens. Im Frühjahr entwickeln sich diese Winterknospen von neuem, wobei sie an ihrem Grund eine Reihe dünner Wurzeln bilden, mit welchen sie sich an den Boden heften.

Myriophyllum spicatum.

Ungefähr um dieselbe Zeit, wo sich bei M. verticillatum schon normale Winterknospen bilden (August, September), findet hier eine Wachstumshemmung statt und eine Verkürzung der Internodien bei einigen Seitentrieben, hauptsächlich bei den oberen, was eben die Bildung der festen Knospen zur Folge hat, welche zylinderförmig sind und eine Länge von 1,0—4,0 cm haben. Die Winterknospen haften bei M. spicatum bedeutend länger am Mutterstengel, als es bei M. verticillatum beobachtet wurde. Während bei M. verticillatum nach Glück (3) sich besondere Trennungsgewebe bilden, dank welchen eben die Knospenbildung entsteht, kommt bei M. spicatum so etwas nicht vor und fallen die Knospen schon nach dem Absterben des Mutterstengelteiles von diesem ab; denn ein Teil des Stengels bleibt erhalten in Form von Knospen mit einer gewissen Zahl alter Stengelquirle. Jedoch spielen diese alten Teile bei der weiteren Entwicklung der Knospen keine Rolle.

Myriophyllum alterniflorum.

Es wird ein etwas abweichendes Bild beobachtet. Vor allen Dingen sterben (gegen das Ende der Vegetationsperiode) die Blätterquirle an den Stengeln gänzlich ab. Der Stengel stirbt nur zum Teil ab, sein unterer Teil, welcher am Boden haftet, bleibt erhalten. Auf solchem Stengel kann man das Vorhandensein kaum bemerkbarer Knospen feststellen, welche solcherart zusammen mit dem Teil des alten Stengels überwintern, um dann neue Triebe zu bilden, an deren Grund kleine Wurzeln entstehen, mittels welchen sie sich anheften. Solcherweise ist

Fig. 4.

der Stengel gewissermaßen zweijährig; auf diese Erscheinung weist schon Sernander (17) bei M. alterniflorum hin.

Folgendermaßen unterscheiden wir bei Myriophyllum Typen von Winterknospen:

Der erste Typus, die M. verticillatum-Knospen, welche sich vom Mutterstengel zur Selbständigkeit freimachen (Fig. 4).

Der zweite Typus, die M. spicatum-Knospen, eine Fortsetzung des Mutterstengels, von dem ein Teil erhalten bleibt (Fig. 5).

Der dritte Typus, die M. alterniflorum-Knospen, welche sich vom Mutterstengel überhaupt nicht trennen (Fig. 6).

Somit können wir diese biologischen Eigentümlichkeiten, gleich den morphologischen, für systematische Merkmale erklären.

Eine Annäherung ist möglich, wie uns M. spicatum beweist, welche in der äußeren Form sich M. verticillatum nähert, doch verwischt diese Annäherung nicht jene Grenze biologischen Abgesondertseins, welche einer jeden Myriophyllum-Art eigen ist.

Es ist zu beachten, daß die Myriophyllumknospen nicht nur Überwinterungszwecken dienen, sondern auch vegetative Vermehrungsorgane sind, welche bei einigen Wasserpflanzen sehr ausgesprochen sind, wie

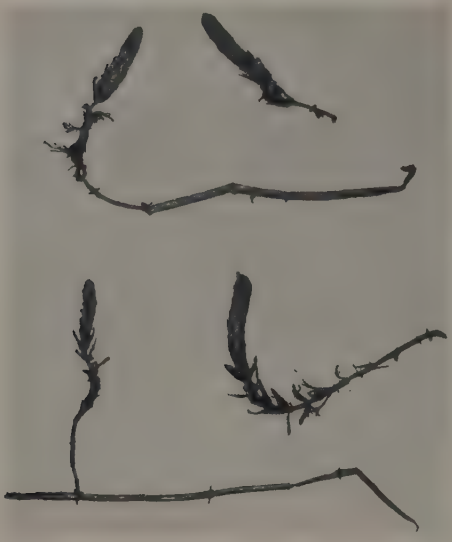


Fig. 5.

Fig. 6.

bei Myriophyllum, Ceratophyllum, Elodea, bei den Arten der Potamogetongattung u. a. So ist es mir im Sommer 1928, der sehr kalt war, nicht gelungen, ein einziges blühendes Exemplar zu finden, während Knospen massenhaft vorhanden waren. Außerdem weist Schindler (16) darauf hin, daß die Wasservögel, die Hauptverbreiter der Wasserpflanzen, die Myriophyllumknospen verschleppen. „Ebensogut", meint er, „das Wasser selbst ist ein wesentlicher Verbreiter."

Dieses alles weist gewissermaßen auf eine dritte Funktion hin, welche die vegetativen Teile ausüben, und zwar auf die Kolonisierung und somit auch auf Erweiterung des geographischen Areals der Myriophyllum-Arten.

Herrn Prof. Dr. N. Busch und Privatdozent M. Rozanova spreche ich meinen verbindlichsten Dank aus für ihr liebenswürdiges Fördern meiner Arbeit; auch meinem Kollegen, Herrn A. Strelkow, für seine freundliche Mithilfe bei den photographischen Aufnahmen.

Zitierte Literatur.

1. Benjamin, L., Zur Phylogenese. Bot. Zeit. 1850, S. 874.
2. Borodin, J., Über den Bau der Blattspitze einiger Wasserpflanzen. Bot. Ztg. 1870, S. 841—851, m. XIV.
3. Glück, H., Biologische und morphologische Untersuchungen über Wasser- und Sumpfgewächse, 1906, 1924, Bd. I—III.
4. Goebel, K., Pflanzenbiologische Schilderungen. T. II, 1893.
5. Dutailly, Les glandes foliaires des Ceratophyllum et des Myriophyllum. Ass. franç. l'avanc. sc. 20 sess. Paris 1891, p. 220.
6. Eichler, A., Zur Entwicklungsgeschichte des Blattes mit besonderer Berücksichtigung der Nebenblätterbildung. Marburg 1861, Pl. I, S. 56.
7. Hegelmajer, F., Über verschiedene Entwicklungserscheinungen an jugendlichen Teilen einiger Wassergewächse. Bot. Ztg. 1871, Bd. 29, S. 501.
8. Irmisch, Th., Bemerkungen über einige Wassergewächse. Bot. Ztg. 1859, Jahrg. 17, S. 353.
9. Magnus, P., Einige Bemerkungen zu dem Aufsatz des Herrn J. Borodin „Über den Bau der Blattspitze einiger Wasserpflanzen". Bot. Ztg. 1871, Jahrg. 29, S. 479.
10. Mercklin, C., Zur Entwicklungsgeschichte der Blattgestalten. Jena 1846, S. 75.
11. Perrot, E., Sur les organes appendiculaires des feuilles de cetrains Myriophyllum. Journal de Botanique 1900, Tome XIV, p. 198.
12. Proescher, F., Untersuchungen über Raciborskis Myriophyllin. Ber. d. Deutschen Bot. Ges., Bd. 13, 1895, S. 445.
13. Raciborski, M., Über die Inhaltskörper der Myriophyllum-Trichome. Ber. d. Deutsch. Bot. Ges. 1893, Bd. II, S. 348.
14. Schenk, H., Vergleichende Anatomie der submersen Gewächse. Bibliotheca Bot. 1886, Heft 1.
15. Schilling, A., Anatomisch-biologische Untersuchungen über die Schleimbildung der Wasserpflanzen. Flora 1894, Bd. 78.
16. Schindler, Die Abtrennung der Hippuridaceen von den Halorrhagaceen. Dissert. Englers Botan. Jahrbücher, Bd. XXXIV, Heft 3.
17. Sernander, Zur Verbreitungsbiologie der skandinavischen Pflanzenwelt. Zit. J. J. 13. 1901, S. 670.
18. Vaucher, J., Histoire physiologique des plantes d'Europe. Genéve 1830, T. II, p. 356—357.

19. Vöchting, H., Histologie und Entwicklungsgeschichte von Myriophyllum. Nova Acta Academiae XXXVII, 1873.
20. Wagner, Über die Anpassungsfähigkeit von Myriophyllum verticillatum. Zeitschrift für den Ausbau der Entwicklungslehre 1907, 1. Jahrg., Heft 12 S. 339—364.
21. Wettstein, F., Entwicklung der Beiwurzeln einiger dikotyler Sumpf- und Wasserpflanzen. Beihefte zum Botanischen Zentralblatt 1906, II. Abt., Bd. XX, S. 1—66.
22. Wisniewski, P., Beiträge zur Kenntnis der Keimung der Winterknospen der Wasserpflanzen. Bull. Acad. Cracovie, Kl. Sc. Math. Nat., Bd. 1912, S. 1045.

Eingegangene Literatur.

H. Fischer, Mittelalterliche Pflanzenkunde. Verlag der Münchener Drucke. Geb. M. 15.—, brosch. M. 12.50.

Sir Jagedis Chunder Bose, Die Pflanzenschrift und ihre Offenbarung. Kataphol-Verlag, Leipzig. Geh. M. 6.40, geb. M. 8.—.

Lebensgeschichte der Blütenpflanzen Mitteleuropas. Lief. 34 u. 35 Orchidaceae (Dr. Ziegenspeck). Verlag von Eugen Ulmer, Stuttgart.

Stubler, Leonh. Fuchs, Verlag der Münchener Drucke.

Berichtigung.

In der Abhandlung von B. Hayata (Über die systematische Bedeutung des stelären Systemes bei den Polypodiaceen, Flora 124, Heft 1) sind die Abbildungen Fig. 3 und 9 verwechselt. Es sollte also anstelle von Fig. 3 Fig. 9 stehen und umgekehrt.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Algenstudien am Golf von Neapel[1].

Von **W. Schwartz** und **Hanna Schwartz.**

Mit 9 Abbildungen im Text.

I. Zur Fortpflanzungsphysiologie der Caulerpa prolifera.

Bis vor kurzem neigte man allgemein zu der Ansicht, daß Caulerpa prolifera zu den wenigen Algen gehört, bei denen eine geschlechtliche Fortpflanzung in irgendeiner Form oder eine ungeschlechtliche Vermehrung durch besondere Zellen fehlt. Diese Annahme fand namentlich darin eine Stütze, daß Caulerpa Rhizome besitzt, die als ausdauernd gelten und die Erhaltung und Ausbreitung der Art — neben der Verbreitung abgerissener „Blätter" durch Meeresströmungen — sicherstellen. In den zahlreichen Arbeiten, die seit Montague (1838) und Nägeli (1844) mit Caulerpa-Arten ausgeführt wurden, finden sich bis zum Jahre 1928 hin und wieder Beobachtungen, die auf eine Bildung besonderer Fortpflanzungszellen hinzudeuten schienen, jedoch bei eingehender Untersuchung durchaus unbestimmt blieben oder eine andere Erklärung fanden.

Im Jahre 1928 erschienen nun von Dostál zwei Mitteilungen (I, II), die beide das Auftreten von Schwärmern bei Caulerpa prolifera behandeln und die 1929 durch eine ausführliche Darstellung ergänzt wurden (IV, V). In einer weiteren Arbeit (1929, III) wird — ebenfalls aus Villefranche-sur-Mer — eine neue Caulerpa-Art beschrieben mit den gleichen eigenartigen Organen, die Dostál in Beziehung zur Fortpflanzung setzt. Schussnig (1929) beobachtete 1928 dieselben Erscheinungen an Caulerpa prolifera aus dem Golf von Neapel.

Der Vorgang der Schwärmerbildung soll nach Dostál und Schussnig in folgender Weise verlaufen:

1) Die Untersuchungen wurden in der Zoologischen Station in Neapel ausgeführt. Der Notgemeinschaft der Deutschen Wissenschaft möchte ich auch an dieser Stelle für ihre Beihilfe danken, ebenso der badischen Unterrichtsverwaltung und dem Reichsministerium des Inneren für die Überlassung des Arbeitsplatzes. Herr Prof. Dr. Dohrn und die übrigen Beamten und Angestellten der Station haben unsere Arbeiten in jeder Weise unterstützt. W. Schwartz.

Dostál	Schussnig
1928/29 (I, II, IV, V) Akropetale Plasmaverschiebung in Blättern, die in Verbindung mit dem Rhizom stehen. Netzförmige Umlagerung des Protoplasten: die Maschen erscheinen gelb Rhizome und Blattstiele färben sich ebenfalls gelb. Auswachsen von Papillen namentlich von der Spreite der Blätter; an ihrer Basis ein heller Hof. In 1—2 Tagen sind die Papillen entwickelt; sie öffnen sich zwischen Mitternacht und 4 Uhr früh an der Spitze. Austritt von weißen Plasmamassen, die zu einem bräunlichen Köpfchen erstarren. Die Erscheinungen beginnen an den ältesten Blättern und schreiten durch das Rhizom gegen die jüngeren Blätter fort. Durch Abquetschen erfolgt Sistierung. Nach Papillenöffnung sehr rasches Absterben der ganzen Pflanze und völliger Zerfall. Dunkelgrüne Färbung zeigt die Stellen an, an denen sich im Thallus die „spores" besonders anhäufen. Der Austritt der spores erfolgt durch die Papillen, die als Austrittsöffnungen aufzufassen sind, jedoch keineswegs ausschließlich als solche funktionieren, da auch Öffnungen an den Blättern entstehen, aus denen Schwärmer austreten. Ursprünglich neigte Dostál dazu, die Papillen als Gametangien und die Schwärmer als Mikro- und Makrogameten aufzufassen, die weiteren Untersuchungen ergaben, daß die Schwärmerbildung im ganzen Thallus erfolgt („Holokarpie") und daß eine Kopulation zwischen den in ihrer Gestalt zum Teil stark voneinander abweichenden Schwärmern nicht festgestellt werden konnte. Die Schwärmer messen etwa 4—5 μ in der Länge, sind birnförmig, tragen 2 Geißeln und haben 1 asymetrischen Chloroplasten und 1 Pigmentfleck. In Kultur wird die Schwärmerbildung offenbar meist gestört, ebenso an isolierten Blättern; nur unter besonders günstigen Verhältnissen scheint der ganze Prozeß im Aquarium abzulaufen.	1929 Die Papillenbildung verläuft entsprechend Dostals Beschreibung. Die fertilen Blätter sind gelbfleckig. Im Köpfchen sieht man gewöhnlich zahlreiche Schwärmer. Je nach der Chloroplastenmenge sind die Köpfchen heller oder dunkler gefärbt. Die Schwärmer werden im Blatt gebildet. Entleerung durch die Papillen und durch vorgebildete Öffnungen an der Blattspreite (dunkelgrüne Flecken mit hellem Hof). Austreten der Schwärmer in den Morgenstunden. Bei starker Durchleuchtung wird ihre Bewegung auch im Blatt sichtbar. Sie sind $4^1/_2$—5 μ lang, besitzen 2 Geißeln von 10—20 μ Länge, 1 schalenförmigen Chromatophor mit Stärkeeinschluß und 1 Augenfleck. Pyrenoid fehlt. Es entstehen 2 Sorten von Schwärmern, Kopulation wurde jedoch nicht beobachtet.
1929 (III) Caulerpa Ollivieri, die anfangs für eine Jugendform der C. prolifera gehalten wurde, bildet ebenfalls Papillen und Schwärmer.	

An Dostáls Beobachtungen fällt besonders folgendes auf. Die normale Ausbildung der Schwärmer scheint sehr leicht Störungen zu unterliegen. Es unterbleibt dann die Ausbildung der Geißeln und des Augenflecks, selbst die Abgrenzung der Schwärmer ist unvollständig. Das gleiche ist bei der Entleerung des Thallus der Fall. Aus den späteren Arbeiten Dostáls bekommt man fast den Eindruck, daß die Papillenbildung zwar neben der Schwärmerbildung einhergeht, daß jedoch nur geringe Schwärmermengen hier austreten, während die Hauptmenge aus zufälligen Öffnungen am Thallus auswandert. Auffällig ist ferner, daß große Plasmamengen bei der Schwärmerbildung unverbraucht zurückbleiben und zugrunde gehen.

Schussnigs Beobachtungen laufen auf eine Bestätigung von Dostáls Befunden hinaus, seine Kritik an Dostáls erster Mitteilung war etwas verfrüht[1]). Die Papillen möchte Schussnig als rudimentäre Seitenästchen deuten — eine rein spekulative Annahme, die uns in der Erkenntnis der Zusammenhänge nicht weiter führt — die bei ihrem Platzen auch Schwärmer mit austreten lassen. Schussnig stimmt mit Dostál darin überein, daß auch er die Papillen nicht als eigentliche und einzige Entleerungsorgane ansieht. Er findet eigentümliche dunkelgrüne Stellen am Thallus, die vielleicht vorgebildete Öffnungen für die Schwärmer sind, vielleicht aber auch nur auf die Einwirkung von Nematoden zurückzuführen sind, die man tatsächlich an Caulerpa-Pflanzen (besonders an absterbenden Rhizomen) häufig beobachtet. So bleibt also bei Schussnig die Frage nach der normalen Entleerung ungeklärt.

Am 4. Okt. 1928 fand nun H. Schwartz am inneren Golf im Porto Rendell die gleichen Papillen, die Dostál beschrieben hat und die nach Aussagen des Fischers im Herbst dort häufig auftreten sollen. An diesem und anderem selbst gesammelten Material hat auch Schussnig seine Untersuchungen angestellt.

Bereits im August 1928 beobachteten wir an vielen normalgefärbten Blättern einen der Papillenbildung vergleichbaren Vorgang, dessen Ursache uns unbekannt blieb. Es erfolgte unmittelbar aus den Blättern aus feinen Öffnungen ein Plasmaaustritt in der gleichen Weise wie an der Spitze von Dostáls Papillen. Die Plasmamassen erstarrten wie nach jeder Verletzung des Thallus und saßen dann der Spreite als kleine Köpfchen oder Klümpchen auf. Bei den im Oktober gesammelten Blättern waren beide Seiten mit etwa 0,8—1 mm

1) Dostál, 1929, IV, Fußnote S. 90.

langen Papillen bedeckt, die zum kleineren Teil noch geschlossen, zum größeren Teil bereits an der Spitze geöffnet waren. Eine Querwand war weder dort, wo der Stiel dem Thallus aufsitzt, noch an irgendeiner anderen Stelle der Papille zu finden. Eine Außenwand besitzen nur die Stiele der Papillen, den „Köpfchen" fehlt sie. Diese zeigten einen schaligen Aufbau, die einzelnen Schichten ließen sich an fixiertem

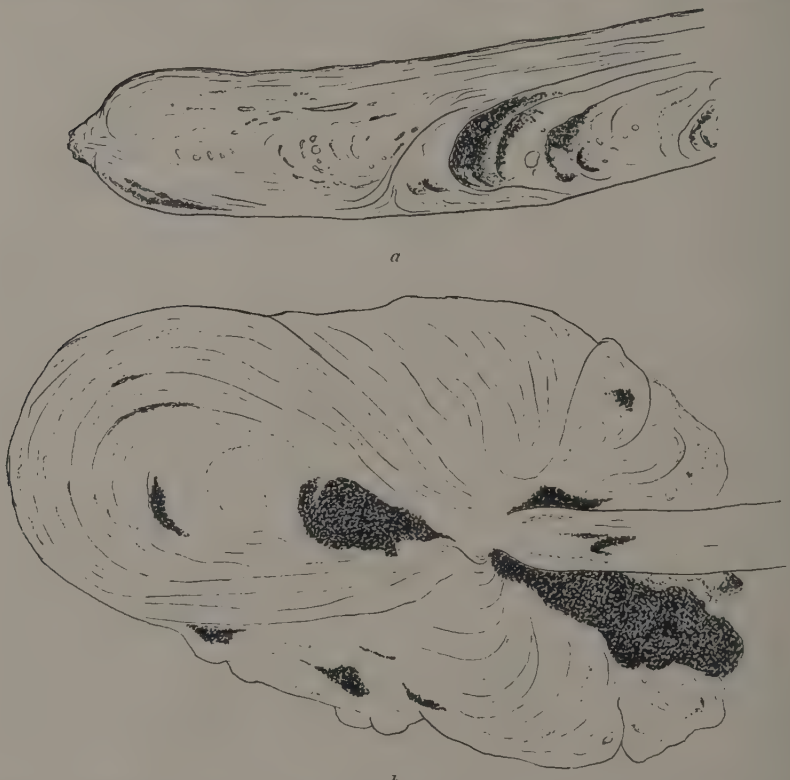


Fig. 1. Stiel und Köpfchen einer Papille. (*a* Komp.-Ok. 18× Apochromat. num. Apert. 0,30. *b* Komp.-Ok. 8× Apochromat. Apert. 0,30.)

Material unter dem binokularen Mikroskop leicht voneinander ablösen und waren in ihrem Inneren wiederum konzentrisch gestreift (Fig. 1). Betrachtet man eine größere Anzahl Köpfchen, so findet man häufig solche, bei denen mehrere konzentrisch geschichtete Systeme nebeneinander liegen und nur durch die äußersten gemeinsamen Schichten zusammengehalten werden (Fig. bei Dostál 1928 I). Bei stärkerer Vergrößerung erblickt man Chloroplasten in wechselnder Menge, ent-

weder streifig angeordnet, entsprechend der Schichtung, oder in größeren Klumpen zusammenliegend — so besonders im Inneren der Köpfchen. Die Chloroplasten gleichen völlig den typischen Caulerpa-Chloroplasten in den übrigen Teilen der Pflanze. Behandelt man sie mit Jodjodkaliumlösung, so zeigen sie zum Teil Einschlüsse eines Assimilationsproduktes. Größere Einschlüsse, die mit dem gleichen Reagens eine braunviolette Färbung geben, beobachtet man auch frei im Plasma. In den fixierten Stielen der Papillen (Fig. 1) finden sich dieselben streifig-schlierigen Strukturen mit eingelagerten oder lokal gestauten Chloroplasten. Außerdem sieht man noch andere unregelmäßig begrenzte, anscheinend feste Einschlüsse, vielleicht Balkensubstanz, wie sie auch in veränderten Blättern oder Rhizomen in größerer Menge gebildet werden kann. Schwärmer fanden sich vereinzelt in den äußersten Schichten der Köpfchen. Die Zugehörigkeit zu Caulerpa wäre uns danach zweifelhaft geblieben, wenn wir nicht auch Schwärmer in dem Bodensatz unterhalb geplatzter Papillen, an der Oberfläche sitzender Plasmaergüsse und in halb entleerten Blättern beobachtet hätten, die im Zusammenhang mit späteren Beobachtungen keinen Zweifel mehr an einem unmittelbaren Zusammenhang mit Caulerpa zuließen.

Da indessen diese Beobachtungen in die letzten Tage des Aufenthaltes in Neapel fielen, blieb keine Zeit mehr, sie an lebendem Material weiter zu verfolgen.

Der Vorgang der Papillenbildung zerfällt in zwei Abschnitte: zuerst das Herauswachsen der zylindrischen Stielchen, dann das Aufplatzen an der Spitze, verbunden mit dem Austreten des Inhalts. In manchen Fällen findet der Vorgang mit einem einmaligen Erguß seinen Abschluß, in anderen Fällen folgen rasch mehrere Ergüsse aufeinander, die durch die äußersten bereits in Erstarrung begriffenen Schichten des ersten Ergusses zusammengehalten werden oder diese auch durchbrechen (Fig. 1). Dostál und Schussnig scheinen als selbstverständlich anzunehmen, daß die Papillen nur entstehen, um schließlich an ihrer Spitze zu platzen und dabei einen Teil ihres Inhalts zu entleeren. Da nun die Papillen weder Gametangien oder Sporangien sind, noch als spezifische Entleerungsvorrichtungen aufgefaßt werden können, so muß man sich fragen, ob nicht etwa der ganze Vorgang als pathologische Erscheinung aufzufassen ist.

Für das Platzen der Papillen sind wohl osmotische Veränderungen im Blatt verantwortlich zu machen. — Auffällig ist nur, daß auch in diesem Augenblick noch große Mengen von Assimilaten in ungelöster, also osmotisch unwirksamer Form im Thallus vorhanden sind. — Man

beobachtet dieselben Erscheinungen, wenn man Caulerpa-Pflanzen in verdünntes Seewasser überträgt. Es treten dann an der Spitze oder an Knickstellen der Proliferationen Plasmaergüsse auf, die denselben Bau zeigen wie die Köpfchen der Dostalschen Papillen. Es ist der gleiche Vorgang, der sich bei jeder zufälligen Verletzung des Thallus oder nach dem Anstechen mit einem feinen Glasfaden abspielt. Die Auslösung ist natürlich verschieden: sie erfolgt im einen Fall (Papillen) von innen her durch Veränderungen im Thallus, in den anderen Fällen dagegen von außen.

Das Einsetzen der Selbstregulierung, das bei Verletzung gesunder Pflanzen sofort die ausgetretenen Plasmamassen erstarren läßt und bei geschädigten oder absterbenden Pflanzen deutlich gehemmt oder sogar aufgehoben ist, scheint beim Platzen der Papillen und beim Austritt der Plasmamassen am Thallus höchstens verzögert zu sein, so daß auch hier ein Wundverschluß erfolgt und ein ungestörtes Abwandern der Schwärmer unmöglich macht.

Für das Zustandekommen der ersten Phase — das Auswachsen der Papillen aus dem Thallus — kennen wir dagegen die Ursachen noch nicht. Weder Dostál noch uns ist es bis jetzt gelungen, die Papillenbildung experimentell auszulösen. Das besagt natürlich nur, daß die Versuche mit neuen Methoden fortgesetzt werden müssen.

Eine Beziehung zur Proliferation und Rhizoidenbildung in der Weise, daß Proliferationen und Papillen oder Papillen und Rhizoiden oder alle drei in ihrer ersten Anlage als gleichwertig aufgefaßt werden müssen, scheint auch nicht zu bestehen. Selbst Dostáls Zwischenbildungen zwischen fadenförmigen Proliferationen und Papillen (1929, IV) sind wohl so zu deuten, daß die bei der Hemmung der vegetativen Entwicklung bereits eindeutig differenzierten Proliferationen gelegentlich an ihrer Spitze platzen und sich dann wie Papillen verhalten. Von den beiden anderen Gebilden unterscheiden sich die Papillen durch das fast vollständige Fehlen der Balken, die sich in typischer Ausbildung vom Blatt her nur eine kurze Strecke in die Basis der Papille fortsetzen. Auch die fadenförmigen Blätter, die im Winter gebildet werden, haben keinen Zusammenhang mit der Papillenbildung. Sie traten bei uns im März an schwach beleuchteten Blättern und Rhizomen auf, die vorher keine Papillenanlagen gezeigt hatten.

Von Oktober 1928 bis Mai 1929 haben wir zwei Serien von Caulerpa-Pflanzen in Deutschland in künstlichem Meerwasser[1]) kultiviert.

1) Vgl. E. Küster, Kultur d. Mikroorg. 1907 S. 15.

Die erste Serie wurde in Neapel im Oktober 1928 eingesammelt, die zweite erhielten wir im Januar 1929 mit der Post aus Neapel. Papillen traten an diesen Pflanzen nicht auf. Ein Teil starb allmählich unter Entfärbung ab. Im Innern solcher absterbender Pflanzen findet man häufig noch Gruppen von zusammengeballten Chloroplasten, die auffällig lange ihre grüne Farbe behalten, ferner durch Risse eingewanderte Protozoen oder Algenschwärmer und dickwandige Dauerzellen unbekannter Herkunft. Auch Pilzmyzel war häufig, besonders dort, wo sich Teile der Blätter oder Rhizome in eine feste gelblichbraune Masse umgewandelt hatten. An den Rhizomen traten gelegentlich Erscheinungen auf, die einer Bildung von Dauerzellen entsprechen könnten: grüne Teile des Rhizoms wurden an beiden Seiten durch bräunliche Massen von erstarrtem Plasma abgeschlossen. Nie ist es uns jedoch gelungen, solche isolierten Rhizomteile wieder zum Wachstum zu bringen. Ebensowenig ließen die verschiedenen teils deutlich grünen, teils farblosen Dauerzellen in der Art ihres Auftretens oder in ihrem Verhalten nach der Isolierung einen Zusammenhang mit Caulerpa prolifera erkennen.

Schon Nägeli dachte an die Möglichkeit, daß chlorophyllhaltige Plasmaklumpen in absterbenden Pflanzen überleben und später neue Pflanzen ergeben könnten. Auch dafür fanden sich keinerlei Anzeichen (Beobachtung in feuchten Kammern und in Reagensglaskulturen). An Pflanzen, die wir im Juni 1929 nochmals aus Neapel erhielten, waren bereits aus alten Blättern und Rhizomen junge Blätter herausgewachsen.

Auf eine ungeklärte Erscheinung soll noch hingewiesen werden. In Neapel fanden wir in verschiedenen gesunden kräftigen Caulerpa-Kulturen junge Proliferationen teils an den Blättern teils an den Rhizomen, die durch ihre weiße bis hellgrüne Verfärbung auffielen. Die Spitze starb ab und war in einigen Fällen bereits abgefallen. Ein Plasmaaustritt aus den stehengebliebenen Stümpfen erfolgte nicht, dagegen fielen bereits bei Betrachtung mit bloßem Auge grüne ziemlich regelmäßig geformte Körperchen auf, die in den Stümpfen lagen. Nach der mikroskopischen Untersuchung schien es sich um Plasmaballen zu handeln.

Leider brachten die sofort angesetzten Kulturen keine Klärung; wir können also nicht entscheiden, ob die beobachteten Gebilde etwa in den Entwicklungsgang der Caulerpa gehören.

Dostál hat in seiner ersten Mitteilung auch an die Möglichkeit einer parasitären Erkrankung gedacht, aber keine Anhaltspunkte dafür gefunden. In papillentragenden fixierten Blättern beobachteten wir

nach einigem Suchen in den helleren durchsichtigen Teilen fast stets stäbchenförmige Bakterien. So schien es uns nach unseren Befunden im Jahre 1928, die noch Zweifel übrig ließen, was die Vorgänge bei der Schwärmerbildung anbetrifft, wichtig, in dieser Richtung weitere Beobachtungen anzustellen, — besonders da Dostál in der ausführlichen Darstellung (1929 IV) wiederum den außerordentlich raschen Zerfall der Pflanzen und die starke Bakterienentwicklung betonte. Dostáls Beobachtungen, daß die zur Papillenbildung führenden Veränderungen am basalen absterbenden Ende des Rhizoms beginnen und sich allmählich gegen die Spitze hin fortpflanzen, soweit nicht rechtzeitig eine Abquetschung stattfindet, wären allenfalls mit dem allmählichen Fortschreiten einer Infektion gut vereinbar.

Im Sept./Okt. 1929 hatte nun W. Schwartz erneut Gelegenheit, Caulerpa prolifera in Neapel während der kritischen Zeit zu beobachten. Der Verdacht einer Bakterieninfektion hat sich dabei insofern nicht bestätigt, als in Blättern mit jungen noch geschlossenen Papillen Bakterien nicht nachweisbar waren und eine Auslösung der Papillenbildung an gesunden Pflanzen durch Infektionsversuche, mit verschiedenen von der Oberfläche der Caulerpa-Blätter und von Schlamm isolierten Bakterienstämmen, nicht gelang. Papillentragende Blätter fanden sich wieder an mehreren Stellen des Innengolfes, und es mag gleich vorweg genommen werden, daß es an eingesammelten Pflanzen im Laboratorium auch zum Austritt der Schwärmer kam.

Pflanzen, die am 10. Sept. 1929 vor der Mergellina und am 11. Sept. im Porto Rendell gesammelt waren, erwiesen sich als normal. Am 12. Sept. wurden zum ersten Mal vor der Mergellina an Blättern die sitzenden Plasmaergüsse festgestellt, die mir schon vom August des Vorjahres bekannt waren. Am 16. Sept. gelang es, sie auch an einem Standort vor dem Hafen von Miseno (Außengolf) festzustellen. Am 23. Sept. fanden sich wieder vor der Mergellina Pflanzen mit zahlreichen sitzenden Plasmaergüssen. Die Blätter waren zum Teil ungleichmäßig grün gefärbt (grünfleckig). Das an Schnittflächen austretende Plasma zeigte eine weniger schnelle Gerinnung als sonst. In einem Ausstrich fiel es auf, daß die Chloroplasten nicht gleichmäßig verteilt, sondern in kleinen Klumpen gehäuft, im Plasma lagen (Fig. 2*a*).

Die Ergüsse zeigten den bekannten schaligen Aufbau und enthielten, wie die Köpfchen der Dostálschen Papillen, Chloroplasten und Stärkekörner, jedoch keine Schwärmer. Zweimal (Mergellina) waren in die zentralen Teile der erstarrten Plasmamassen große Mengen farbloser kugeliger Gebilde, etwa vom halben Chloroplastendurchmesser,

eingelagert. In einzelnen Fällen waren auch Bakterien im Plasma der Köpfchen und der Thallusausstriche enthalten.

Am 24. Sept. wurden auf einer Fahrt von der Mergellina zur Loggetta an drei Stellen größere Mengen völlig normaler Pflanzen gefischt. Dagegen waren vor der Loggetta einzelne Exemplare aus einem Bestand kräftiger Pflanzen von der Innenseite der Scoglie ziemlich dicht mit jungen noch geschlossenen Papillen besetzt. Die betreffenden Blätter fielen durch ihre ungleichmäßige gelb- bis dunkelgrüne Färbung auf. Schwärmer waren in den Präparaten nicht nachweisbar, dagegen

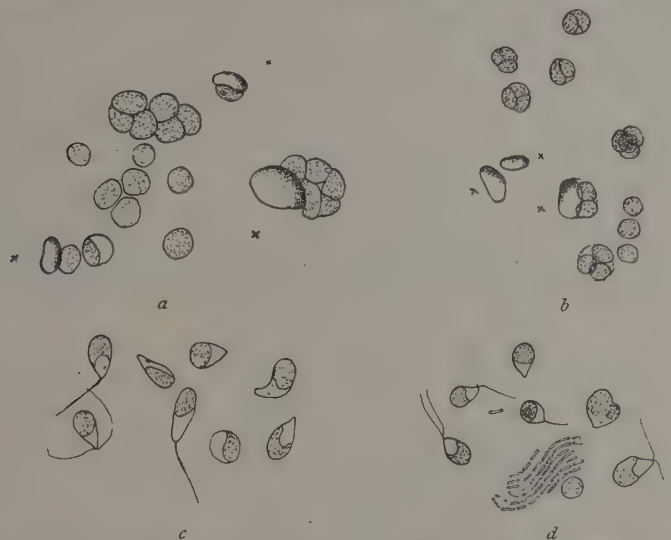
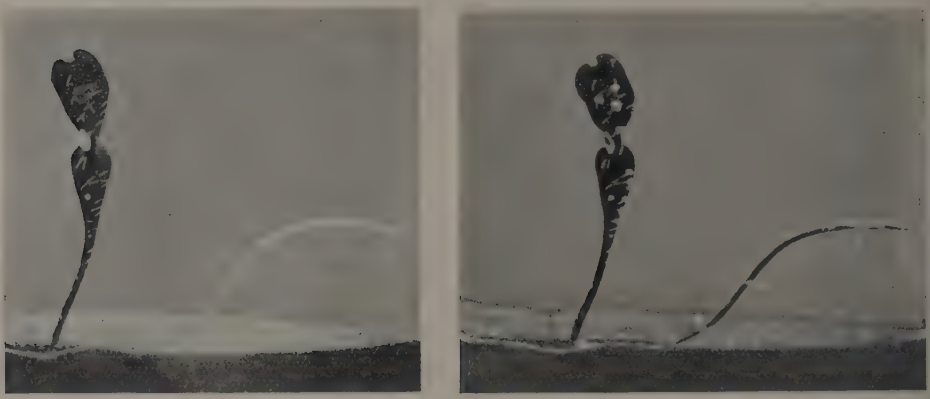


Fig. 2. *a* Ausstrich aus einem Blatt mit ungestielten Ergüssen (23. Sept. 1929). × Stärke. *b* Ausstrich aus einem Blatt mit Papillen (24. Sept. 1929). × Stärke. *c* und *d* Schwärmer (28./29. Sept. 1929); bei *d* einige Stunden nach dem Austritt aus den Papillen starke Bakterienentwicklung. Alles Komp.-Ok. 12× Homog. Immers. num. Ap. 1,30.

fiel wieder die Klumpenbildung der Chloroplasten und in einigen Fällen herabgesetztes Gerinnungsvermögen und in teilweise entfärbten und brüchigen Blättern das Vorhandensein von Bakterien auf, ohne daß diese beiden Erscheinungen indessen irgendeine Regelmäßigkeit in ihrem Auftreten zeigten.

An einer vollständigen Pflanze waren die ältesten Blätter bis auf normal gefärbte, basale Reste abgestorben. Alle übrigen Blätter hatten Papillen entwickelt, die an den basalen Blattpartien in ihrem Wachstum etwas weiter fortgeschritten waren als an den apikalen. Das Rhizom trug keine Papillen; eine apikale Plasmaverschiebung (Dostál)

war höchstens angedeutet. Auf einem Blatt, das vormittags $9^h\ 30^m$ junge Papillen und eine gelbgrüne Fleckung aufwies, waren abends $23^h\ 30^m$ die ersten Papillen geplatzt. In der Nacht vom 24. zum 25. Sept. wurde an einzelnen in Glasschalen mit Meerwasser liegenden Blättern die allmähliche Entwicklung der Papillen verfolgt, wovon zwei Beispiele angeführt sein mögen (vgl. auch Fig. 3 *a* u. *b*).



a *b*

Fig. 3. Entleerung der Papillen. *a* wurde am 23. Sept. abends, *b* am 24. Sept. morgens photographiert. Die Papillenbildung erstreckt sich auch auf das Rhizom.

25. Sept. 1929. Zeit		0^{40}	0^{51}	1^{40}	2^{00}	2^{46}	3^{55}	4^{54}	5^{56}	6^{47}
Blatt II	Spitze	6	7	12	15	21	25	27	30	31
	Mitte	1	1	1	2	4	12	14	19	31
	Basis	19	21	29	30	33	34	36	43	44
Blatt V	Spitze	—	—	—	1	1	1	1	2	2
	Mitte	—	—	—	4	4	8	23	34	35
	Basis	—	—	—	4[1])	4	4	4	4	4
		Zahl der geplatzten Papillen								

Die Ergüsse waren zum kleineren Teil (Blatt IV) grün gefärbt — sie enthielten dann große Mengen von Chloroplasten, daneben auch Schwärmer in verschiedenen Entwicklungsstadien und reichlich Stärke — zum größeren Teil weiß bis gelblich. Am Boden der Glasschale fand sich nach dem Platzen der Papillen stellenweise ein grüner Bodensatz, der aus abgesunkenen Plasmamassen[2]) und Schwärmern, ferner aus teils beweglichen, teils unbeweglichen klumpenförmigen Aggregaten von unvoll-

1) Ungestielte Ergüsse.

2) Bei verzögertem Wundverschluß.

kommen ausgebildeten Schwärmern bestand. Dazwischen lagen stäbchenförmige Bakterien, die sich bereits wenige Stunden nach Öffnung der Papillen zu Kolonien vermehrt hatten, während die Schwärmer noch langsam zuckende Bewegungen ausführten. Die Geißeln sind bei günstigen Beleuchtungsverhältnissen schon im ungefärbten Zustand zu sehen (Fig. 2). Auffällig ist die große Verschiedenheit in der Gestalt der Schwärmer, die auch Dostál und Schussnig erwähnen. Die Beobachtung eines roten Pigmentflecks gelang mir nur an einzelnen Exemplaren.

Am 28. Sept. wurden bei einer erneuten Prüfung der Standorte im Porto Rendell auch dort an drei[1]) von fünf Stellen Blätter mit jungen und geplatzten Papillen gefunden. Auch hier — bei Entleerung am natürlichen Standort — war die überwiegende Mehrzahl der Plasmaköpfchen gelb gefärbt, während die betreffenden Blätter noch grüne Färbung besaßen (Fig. 4). Stets scheint also die Entleerung von Schwärmern nur im ersten Moment des Aufplatzens stattzufinden, wonach infolge der Plasmagerinnung die Funktion der Papille beendet ist.

Fig. 4. Pflanze aus dem Porto Rendell. Zahlreiche entleerte Papillen mit blaßgelben Köpfchen auf den Blättern. Bei * großer ungestielter Plasmaerguß.

Pflanzen mit geöffneten Papillen starben nicht so schnell ab wie es nach der Darstellung Dostáls zu erwarten gewesen wäre; in kleinen Aquarien hielten sie sich noch tagelang am Leben.

---

1) Standort am Turm, ferner an der Landseite der Hafenmauer; nach Funks Bezeichnung etwa die Stellen b, c, k. Am Standort n und in der Nachbarschaft der Mineralquelle, die in den Hafen mündet, waren die Pflanzen normal.

Nebenbei sei bemerkt, daß Caulerpa-Pflanzen, die ich am 1. Okt. in der Bucht von Mondello bei Palermo treibend fand, gleichmäßig grün gefärbt waren und keine Spur von Papillenbildung zeigten.

Über das Schicksal der Schwärmer vermag ich nichts anzugeben. Kopulationsversuche wurden auf Objektträgern in größerer Zahl unmittelbar nach Absatz der Schwärmer vorgenommen. Eine Kombination der beiden etwa 3 km voneinander entfernten Plätze vor der Loggetta und im Porto Rendell war nicht möglich, da es nicht gelang, am selben Tag an beiden Stellen geeignetes Material zu finden. Die Kombinationen erstreckten sich also am 24./25. Sept. nur auf Loggetta-Pflanzen und am 28./29. auf Pflanzen von drei Stellen des Porto Rendell. Das Schwärmermaterial stammte stets von isolierten Blättern. Eine sichere Entscheidung ließen die Versuche nicht zu. Zweimal[1]) schien eine Reaktion einzusetzen: lebhaft bewegliche Schwärmer kreisten um solche, die fast bewegungslos waren oder blieben daran hängen —, es erfolgte aber wieder eine Lösung. Verfolgt man einen Schwärmer auf seiner Bahn, so trifft er gelegentlich auch auf andersgestaltige schon stillliegende oder noch bewegliche Schwärmer, ohne daß es zu einer Reaktion kommt.

Es wäre natürlich denkbar, daß eine Kopulation zwischen Schwärmern desselben Blattes schon im Thallus oder in der Entleerungswolke stattfindet. Die bei Dostál abgebildeten Doppelschwärmer könnten darauf hindeuten; Beweiskraft möchte ich dieser Beobachtung, die ich bestätigen kann, nicht beilegen, da die Doppelschwärmer ebensogut eine Gruppe der stets vorhandenen mißgebildeten oder unvollkommen entwickelten Schwärmer vorstellen können. So muß also das Schicksal der Schwärmer offen bleiben.

Zusammenfassend können wir feststellen, daß tatsächlich unter den von Dostál beschriebenen Erscheinungen im Thallus der Caulerpa prolifera Schwärmer gebildet werden. Solange jedoch nicht bekannt ist, ob aus den Schwärmern eine neue Caulerpa-Generation hervorgeht, kann auch das letzte Wort über ihre Zugehörigkeit zu Caulerpa nicht gesprochen werden. Dostáls Abbildung von „Keimpflanzen", die er selbst mit Fragezeichen versieht, gibt ja nur eine Vermutung wieder. Auch verschiedene beim Prozeß der Schwärmerbildung auftretenden Besonderheiten befriedigen in ihrer gegenwärtigen Deutung nicht vollkommen und lassen Zweifel zurück.

---

1) Schwärmer aus Blättern von zwei verschiedenen Loggetta-Pflanzen (b8 × c5) und aus einer Pflanze vom Porto Rendell (R2).

Einmal ist es das Vorhandensein der primitiven Holokarpie, die wohl bei mikroskopischen oder nur wenige Millimeter großen Algen „natürlich" erscheint, hier jedoch in einem Gegensatz zu der hohen Differenzierung des Thallus steht. Dann fällt vor allem die ungeregelte Art der Schwärmerentleerung auf. Man könnte aus diesen Erscheinungen auf eine Disharmonie zwischen dem eigenartigen zytologischen Bau der Caulerpa und dem Vermögen zur Sporangien- oder Gametangienbildung schließen — es bleibt jedoch auch die Möglichkeit, daß die Schwärmer in den Entwicklungsgang einer im Caulerpa-Thallus parasitisch lebenden Alge gehören.

2. Untersuchungen über die Bedingungen der Haarbildung bei Meeresalgen.

Haarbildungen sind bei Meeresalgen weit verbreitet und haben schon seit langem Beachtung gefunden. In ihrem anatomischen Aufbau zeigen sie — verglichen mit den Haarbildungen der Landpflanzen — nur eine geringe Mannigfaltigkeit. Nach dem Chlorophyllgehalt lassen sich zwei Gruppen unterscheiden: Farblose Haare und chlorophyllhaltige „Assimilatoren". Beide Gruppen sind indessen wohl nicht scharf voneinander zu trennen, wofür Oltmanns (1923) Belege anführt. Fast stets handelt es sich bei den Haaren der Algen um zarte kurzlebige Gebilde, die im Experiment in ihrem Auftreten oder Verschwinden zuweilen überraschend schnell reagieren. Die experimentelle Untersuchung wird namentlich durch kleine epiphytische Algen erschwert; es ist daher bei der Durchsicht von Kulturen immer eine mikroskopische Kontrolle notwendig, wenn man Täuschungen vermeiden will.

In der Frage nach der Bedeutung der Haarbildungen stehen in der Hauptsache drei Ansichten einander gegenüber. Falkenberg (1901) fand bei Rhodomelaceen Beziehungen zwischen „Haarblättern" und Gametangien, Berthold (1882) stellte eine Lichtschutztheorie auf, Reinke (1875) vergleicht die farblosen Haarbildungen mit den Wurzelhaaren und vermutet eine Mitwirkung bei der Aufnahme der Nährsalze. Davon wurde bisher namentlich Bertholds Ansicht erörtert.

Beobachtungen derselben Algenart an verschieden belichteten Standorten und eine Reihe von Kulturversuchen schienen sie zu stützen. Oltmanns hat jedoch festgestellt, daß nicht nur Lichtwechsel die Haarbildung beeinflußt. Man kann natürlich aus der Zunahme des Haarbesatzes bei starker Belichtung eine teleologische Beziehung ableiten, aber die Erkenntnis des kausalen Zusammenhanges wird damit nur erschwert.

Reinkes Vermutung steht anscheinend auch Oltmanns sympathisch gegenüber. Ein exakter Beweis in der von Oltmanns geforderten Form wird allerdings nur sehr schwer zu führen sein.

Einer Anregung von Herrn Geheimrat v. Goebel folgend, haben wir von Ende August bis Ende Oktober 1928 eine Reihe von Versuchen angestellt, die uns zeigen sollten, welche Faktoren nun eigentlich unter den Bedingungen des Experiments auf die Haarbildung einwirken. Versuchspflanzen waren anfangs Laurencia papillosa und obtusa, Padina Pavonia, Dictyota dichotoma Cystosira sp., Codium elongatum und tomentosum; sehr bald beschränkten wir uns auf C. tomentosum, das in größerer Menge zur Verfügung stand und leicht zu kultivieren war.

Variiert wurden zunächst einmal Licht und Temperatur. Beide Faktoren sollten unabhängig voneinander untersucht werden, so daß bei starker Belichtung auf dem Dach der Station durch Süßwasserkühlung eine Erwärmung gegenüber den Kontrollen vermieden werden mußte. Bei Kultur in feuchter Luft lagen die Algen in kleinen bedeckten Glasbechern, deren Innenwände mit zwei Streifen von ständig feuchtgehaltenem Filtrierpapier ausgekleidet waren. Bei allen anderen Versuchen standen die Kulturen gewöhnlich in Glasgefäßen von etwa $^1/_2$—1 Liter Inhalt oder in flachen Glasschalen bei diffusem Licht in einem nach Norden gelegenen Algenkulturraum.

Variiert wurde hier die Konzentration des Meerwassers von $^1/_2$ bis zur doppelten Salzkonzentration[1]), ferner erfolgten Zusätze verschiedener Art zum Meerwasser: Erhöhung des N-Gehaltes, des P-Gehaltes, Zusatz von Glukose, von Giften usw.

In jeder Reihe benutzten wir, soweit es irgend möglich war, von jeder Alge nur einen Thallus, der in nicht zu kleine Teilstücke[2]) zerlegt und auf die einzelnen Kulturgefäße verteilt wurde. Auf diese Weise lassen sich auch die schwer oder gar nicht kontrollierbaren Unterschiede im „inneren Zustand" der Individuen ausschalten, die bei Verwendung einer größeren Anzahl Einzelpflanzen — selbst vom gleichen Standort — unvermeidlich sind. Auch unter diesem Gesichtspunkt war Codium tomentosum ein besonders günstiges Versuchsobjekt.

Bei der Übersicht über die Ergebnisse der einzelnen Reihen zeigte sich zuerst, daß die Resultate zu verschiedener Zeit unter gleichen Bedingungen durchgeführter Versuche widerspruchsvoll waren. Es be-

1) Hergestellt durch Verdünnen mit Leitungswasser bzw. durch vorsichtiges Eindampfen des Meerwassers.

2) Bei C. tomentosum wurden dazu die Spitzen der Thallusäste in einer Länge von 5 cm verwandt.

stand also entweder überhaupt keine Beziehung zwischen den geprüften Faktoren und der Haarbildung, oder es mußte noch ein anderer Umstand das Reaktionsvermögen der Codium-Pflanzen beeinflußt haben. Nun erfolgte bei den Codium-Pflanzen in der Zeit, in die unsere Versuche fielen, die Anlage, Ausbildung und Entleerung der Gametangien. Wenn man diesem Umstand Rechnung trug, so gelang es, einigermaßen klare Beziehungen zwischen Haarbildung und Änderung der geprüften Außenfaktoren zu finden.

Der Übergang vom vegetativen zum reproduktiven Zustand hat also bei C. tomentosum einen großen Einfluß auf das Reaktionsvermögen der Pflanzen.

Die Zeit, in der die Pflanzen auf den Reiz reagieren, ist verschieden. Vor und zu Beginn der Gametangienbildung (Periode I) genügten 1—2 Tage, nach der Gametangienbildung (Periode III) waren dazu 3—5 Tage erforderlich. In der ersten Periode wirkten nur Zusätze von anorganischen Salzen zum Meerwasser, namentlich von KNO_3, weniger von KH_2PO_4, auf die Haarbildung ein. Dabei war es besonders auffällig, daß in den KNO_3-Reihen die Haarbildung in der Dunkelheit stärker erfolgte als im Licht. Alle übrigen geprüften Faktoren lösten keine Reaktion aus.

In der II. Periode — während die Hauptmenge der Gametangien ausreifte und sich entleerte — starben in allen Versuchsreihen die Pflanzen entweder ab oder bildeten, wenn sie am Leben blieben, nirgends Haare. Erst beim Übergang zur III. Periode setzte in den Kulturen mit Zusätzen organischer Stoffe (Glukose, Pepton) die Haarbildung wieder ein. In der folgenden Zeit (Periode III) nahm das Reaktionsvermögen der Pflanzen allmählich weiter zu, erreichte allerdings während der Beobachtungszeit bis zum 20. Okt. nicht wieder die frühere Höhe. Außerdem war insofern eine Verschiebung eingetreten, als anorganische Salze jetzt unwirksam blieben (KNO_3, KH_2PO_4). Günstig wirkten neben Glukose und Pepton auch Asparagin und Harnstoff; ferner Mangan-, Aluminium-, Zink-, Nickelsalze und Zitronensäure in geringsten Konzentrationen. Außerdem war jetzt ein fördernder Einfluß der Belichtung wahrnehmbar.

Nur die Feuchtluftkulturen verhielten sich abweichend. Hier wurde die Gametangienbildung teilweise unterdrückt und damit die II. Periode stark abgekürzt, so daß das Reaktionsvermögen bereits im September wiederhergestellt war. Schon während des Versuches[1]) nahm der Haar-

1) Die Codium-Pflanzen vertragen den Aufenthalt in feuchter Luft sehr gut, sie blieben während der Versuche vollständig turgeszent.

besatz deutlich zu, bei der folgenden Übertragung in Meerwasser verstärkte sich die Haarbildung noch weiter. Der morphologische Charakter der Haare war in diesen Versuchen vollständig verändert, sie verzweigten sich und wuchsen an der Oberfläche des Thallus in der Richtung der Längsachse entlang (Fig. 5).

Der Thallus einer Codium-Pflanze ist aus einer sehr großen Zahl morphologisch gleichwertiger Einheiten zusammengesetzt. Sie bestehen im einfachsten Fall aus einem Achsenfaden, der schließlich gegen die Oberfläche wächst und sich zu einem keulenförmigen Rindenschlauch („Palisadenschlauch") erweitert. Am Rindenschlauch sitzen etwa in der

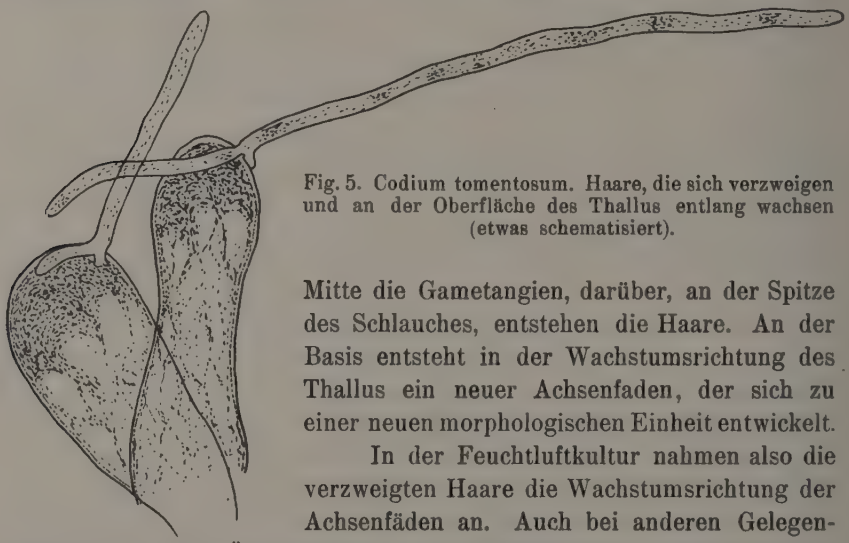


Fig. 5. Codium tomentosum. Haare, die sich verzweigen und an der Oberfläche des Thallus entlang wachsen (etwas schematisiert).

Mitte die Gametangien, darüber, an der Spitze des Schlauches, entstehen die Haare. An der Basis entsteht in der Wachstumsrichtung des Thallus ein neuer Achsenfaden, der sich zu einer neuen morphologischen Einheit entwickelt.

In der Feuchtluftkultur nahmen also die verzweigten Haare die Wachstumsrichtung der Achsenfäden an. Auch bei anderen Gelegenheiten entstanden Änderungen in den gegenseitigen Beziehungen der Thallusbestandteile. In einer Kultur, die auf 6 Teile Meerwasser 4 Teile Leitungswasser enthielt, wuchsen die Achsenfäden, ohne Rindenschläuche zu bilden, über die Oberfläche des Thallus heraus und wurden so direkt zu Haaren[1]). An den Rindenschläuchen entstanden die Haare in dieser Kultur tiefer als gewöhnlich, also etwa in der Region, in der sonst die Gametangien sitzen; das gleiche Verhalten zeigten Pflanzen, die in Periode III in Dunkelkultur mit Zusatz von NH_4NO_3 gewachsen waren. Eine Zuspitzung angelegter Gametangien, also Übergangsformen

1) Wir haben nicht untersucht, wieweit am Zustandekommen dieser Erscheinung unmittelbar die Herabsetzung des osmotischen Druckes im Medium oder die Verringerung des Gehaltes an gewissen Salzen beteiligt war.

zu Haaren, trat wiederholt in Periode II auf, so z. B. in einer warmgehaltenen Glukosekultur (Fig. 6).

Codium tomentosum ist offenbar ein besonders günstiges Objekt für experimentell-morphologische Untersuchungen. Schon die soeben mitgeteilten Beobachtungen zeigen, daß Veränderungen der Wachstumsbedingungen eine Umbildung der normalen Thallusbestandteile in folgender Weise herbeiführen:

Haar ⟶ Achsenfaden
Achsenfaden ⟶ Haar
Gametangium ⟶ Haar.

Sieht man eine größere Anzahl Thalli durch, so fällt es auf, daß der grüne Farbton heller oder dunkler sein kann und daß der Habitus der einzelnen Pflanzen — je nach der Häufigkeit der Verzweigung stark wechselt (Fig. 7). Um sekundäre Geschlechtscharaktere kann es sich dabei nicht handeln, denn beide Sorten von Gametangien können auf ein und demselben Thallus auftreten. Diese Unterschiede in der äußeren Gestalt der einzelnen Individuen tauchten auch in unseren Versuchen über die Haarbildung — unabhängig von den erwähnten drei Perioden — wieder auf in Gestalt eines schwächeren oder stärkeren Reaktionsvermögens. Trotzdem ließen sich die oben dargestellten Beziehungen zwischen Haarbildung und Änderungen der Kulturbedingungen einigermaßen klar erkennen.

Fig. 6. Codium tomentosum. Rindenschläuche mit Gametangien. *a* Das Gametangium steht an der Spitze des Rindenschlauches dort, wo normalerweise die Haare entstehen. *b* und *c* Zwischenbildungen zu Haaren.

Wir wollen nun versuchen, aus den Ergebnissen der zahlreichen Kulturreihen mit C. tomentosum, allgemeine Vorstellungen über die Bedeutung der Haare abzuleiten. Es scheint uns, daß keine der drei erwähnten Hypothesen das Auftreten der Haare restlos verständlich macht. Gegen die Lichtschutzhypothese spricht das gesteigerte Auftreten in gewissen Dunkelkulturen, gegen eine reine Wurzelhaarfunktion die Wirksamkeit von Giften (Schwermetallsalzen). Falkenbergs

Ansicht läßt sich auch nicht verallgemeinern, wir haben ja gesehen, daß auch zu den Achsenfäden Beziehungen bestehen.

Wir möchten die Haare bei Codium tomentosum ganz allgemein als „Regulatoren" bezeichnen. In der Haarbildung zeigt sich das Reaktionsvermögen der Pflanzen. Die Haare treten aus den verschiedensten Anlässen auf; es ist durchaus möglich, daß sie in bestimmten Fällen als Wurzelhaare (mit denen sie vielleicht auch die Beschränkung auf gewisse Teile der Pflanze gemeinsam haben) oder als Assimilatoren funktionieren, um Schwankungen in den Stoffwechselvorgängen auszugleichen, während in anderen Fällen ihr Erscheinen eine Reizreaktion ohne tiefere Bedeutung vorstellt.

Wichtig wären vor allen Dingen Versuche darüber, ob es gelingt, durch abgeänderte Kulturbedingungen den Chlorophyllgehalt der Haare zu beeinflussen oder ob sich eine Aufnahme von Salzen oder anderen Substanzen aus dem umgebenden Medium nachweisen läßt.

Am natürlichen Standort liegen die Verhältnisse nicht so einfach, daß nur das Licht auf die Haarbildung einwirkt. Wir haben darüber Beobachtungen an der Grotta del Tuono (Westseite des Capo Posillipo) angestellt. Dort wächst Laurencia papillosa in großer Menge

1. an den senkrechten Felswänden vor der Grotte im vollen Licht fast in Höhe des Meeresspiegels;
2. in vielen kleinen oder größeren Spritzwasserlachen auf den Felsbänken vorm Eingang zur Höhle.

Die Lichtverhältnisse waren an beiden Standorten gleich, trotzdem blieb die Laurencia bei 1 während der ganzen Beobachtungsdauer haarlos, während die Pflänzchen bei 2 in einen dichten Besatz von Haaren gehüllt waren. Als verschiedene Faktoren kommen an den beiden Standorten zunächst einmal der mechanische Einfluß der Wasserbewegung und wohl auch ein verschiedener Sauerstoff- und Kohlensäuregehalt des Wassers in Betracht. Wieweit hierdurch schon eine Beeinflussung stattfindet, haben wir nicht untersucht. Dagegen verfolgten wir Temperatur und Salzkonzentration des Wassers an beiden Standorten. Es zeigte sich, daß in den Spritzwasserlachen in den heißen Tagen des August beide Werte weit über denen des freien Wassers an Standort 1 lagen[1]). Als dann Ende September vorübergehend kühleres Wetter eintrat, hatte z. B. das Meerwasser eine Temperatur von 24° C,

1) So entsprach z. B. eine Temperatur von 30° C in den Spritzwasserlachen einer Wassertemperatur von 25° C an der Oberfläche des Meeres. Der Salzgehalt lag in diesem Fall in den Spritzwasserlachen um fast 0,2% über dem Wert an der Meeresoberfläche.

die Temperatur in den Spritzwasserlachen erreichte am gleichen Tag dagegen höchstens 21° C; sie schwankte in etwa 50 Messungen zwischen 19,8° und 21° C. Die Salzkonzentration lag bei 2 vermutlich niedriger als bei 1, aus Zeitmangel konnte sie nicht bestimmt werden.

Es scheint also, daß in diesen Spritzwasserlachen im kleinen Maßstab ein „kontinentales Klima" herrscht, das durch die beschriebenen starken Schwankungen ausgezeichnet ist. Diesen unvermittelten Schwankungen, die noch durch gelegentliche Zufuhr von frischem Meerwasser vermehrt werden, schreiben wir es vor allem zu, daß Laurencia papillosa an diesem Standort eine starke Haarbildung aufweist.

Die wichtigsten Ergebnisse sind in der nachstehenden Tabelle nochmals kurz zusammengefaßt.

I. Periode. Vegetativer Zustand und Anlage der Gametangien. (Ende Aug. bis erstes Drittel Sept.)	II. Periode. Reife und Entleerung der Gametangien. (Zweites Drittel bis Ende Sept.)	III. Periode. Nach der Entleerung der Gametangien. (Ende Sept. bis Okt.)
Zusatz von Kaliumnitrat oder Kaliumphosphat löst bei Belichtung und in der Dunkelheit reichliche Bildung grüner Haare aus. In der Kaliumnitratreihe war die Haarbildung in der Dunkelheit stärker als am Licht. Zusätze von Giften und Verdünnung des Meerwassers blieben wirkungslos.	Das Reaktions- und Anpassungsvermögen der Pflanzen ist stark herabgesetzt. Sie sterben ab, sowie die Kulturbedingungen stärker von den natürlichen Verhältnissen abweichen. Zusätze von Nitrat, Phosphat, Magnesiumsulfat bleiben ohne Einfluß, ebenso Dunkelkultur und Druckänderungen im Meerwasser.	Ende Sept. treten bei Zusatz von Pepton, Glukose oder Manganchlorid wieder lange, grüne Haare auf. Die Haarbildung wird ferner begünstigt durch Zusätze von Harnstoff, Asparagin, Nickel-, Aluminium- oder Zinksalzen oder von Zitronensäure. In Dunkelkultur ist die Haarbildung im allgemeinen schwächer als bei Belichtung. Ohne Einfluß blieben im Gegensatz zur ersten Periode Nitrat und Phosphat.

Übersicht über die geprüften Konzentrationen.

Glukose: 0,1%, 0,2%, 0,3%*, 0,5%*, 0, 1,0%*.
Ammoniumbitartrat: 0,01%, 0,05%, 0,5%.
Harnstoff: 0,2%.
Alanin: 0,1%*, 0,2%.
Asparagin: 0,1%*, 0,2%.
Pepton: 0,1%.
Natriumhippurat: 0,005%, 0,01%, 0,05%.

Kaliumphosphat primär: 0,6%*, 0,48%*, 0,36%, 0,24%, 0,12%.
Kaliumnitrat: 0,6%, 0,5%*, 0,25%.
Ammoniumnitrat: 0,3%, 0,24%*, 0,18%, 0,12%, 0,06%.
Magnesiumsulfat: 1,5%.
Kalziumchlorid: 1%.

Aluminiumsulfat: 0,01%.
Ceronitrat: 0,001%.
Eisenchlorid: 0,01%.
Zinksulfat: 0,01%*, 0,03%, 0,04%.
Nickel: 0,0001%.
Manganchlorid: 0,01%.
Natriumbromid: 0,01%, 0,1%*.
Jodjodkalium-Lösung: 0,001%.

Chininsulfat: 0,001%.
Kokainhydrochlorid: 0,001%.
Saponin Merk: 0,01%.

Zitronensäure: 0,004%*, 0,005%, 0,05%.

Besonders wirksame Konzentrationen sind durch einen * hervorgehoben.

3. Beobachtungen über Veränderungen der Chloroplasten bei Codium tomentosum.

Über Formänderungen der Chromatophoren unter dem Einfluß äußerer Faktoren liegen Beobachtungen von den verschiedensten Algen vor. Sie sind zusammenfassend bei Oltmanns (1923, Bd. III) und Schürhoff (1924) dargestellt. Wir wurden bei unseren Untersuchungen über die Bedeutung der Haarbildung auf diese Erscheinung aufmerksam. Wie wir in der vorhergehenden Mitteilung bereits erwähnt haben, gelang es bei Codium tomentosum nicht, in der zweiten Periode — während der Reife und Entleerung der Gametangien — die Haarbildung auszulösen. Dies war die Veranlassung zu einer genaueren Beachtung der Chloroplastenform. Es war ja immerhin möglich, daß die geprüften Zusätze sowohl auf die Haarbildung wie auf die Chloroplastenform einwirkten, so daß beim Ausbleiben der Haarreaktion die Art der Chloroplastenveränderung eine entsprechende Gruppierung zulassen würde. Es mag schon hier erwähnt werden, daß sich trotz der ziemlich hohen Zahl der Untersuchungen — geprüft wurden etwa 100 Kulturen — irgendwelche Gesetzmäßigkeiten zwischen Haarbildung und Chloroplastenform nicht ergeben haben. Die Formänderungen waren jedoch so auffällig, daß wir trotzdem unsere Beobachtungen kurz mitteilen möchten.

Die Chloroplasten der einzelnen Thalli können in der Größe ziemlich stark voneinander abweichen (vgl. Fig. 8*a* und *d*!); auch eine experimentelle Beeinflussung der Chloroplastengröße ist möglich, wie uns Versuche mit Dauerbelichtung zeigten, in denen die Plastiden gegenüber den Kontrollen stark verkleinert waren. Das Reaktionsvermögen

nahm von Mitte September zu Ende Oktober allmählich ab, ebenso die Widerstandskraft des Thallus. Konzentrationen von Giften, die anfangs noch eine Chloroplastenreaktion auslösten, wirkten Mitte Oktober tödlich, während geringere noch nicht letale Konzentrationen — soweit sie in den Reihenversuchen geprüft wurden — auch auf die Chloroplasten ohne Einfluß blieben.

Normalerweise liegen die Chloroplasten im wandständigen Zytoplasma und haben in der Flächenansicht kreisförmigen Umriß, in Profil-

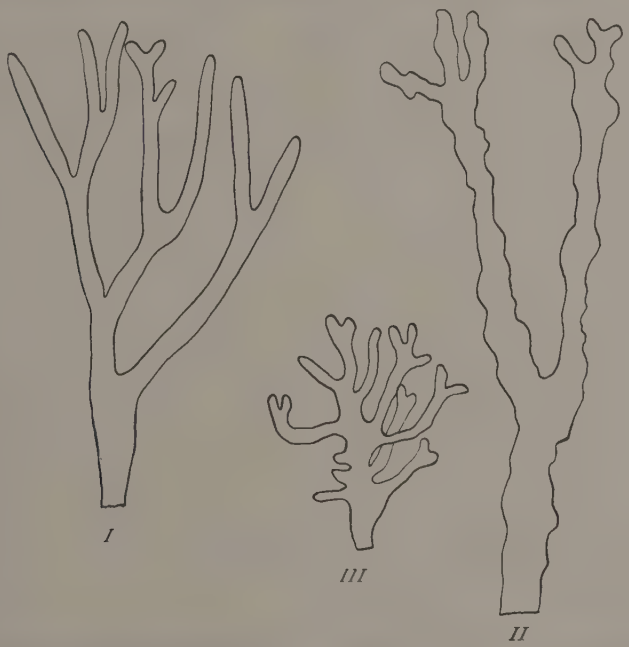


Fig. 7. Drei verschiedene Formen von Codium tomentosum. Die Haarreaktion war bei *III* am stärksten. *II* und *III* besaßen etwas kleinere Chloroplasten. Bei *I* waren die Chloroplasten am stärksten beeinflußbar.

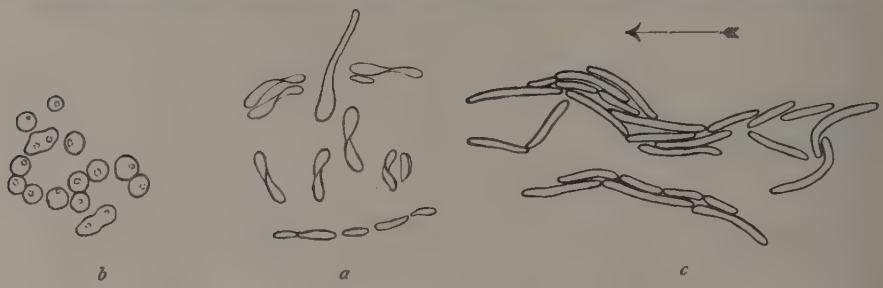
stellung erscheinen sie als schwach bikonvexe, an den Enden etwas gerundete Linsen. Im apikalen Teil der Rindenschläuche stehen sie in Kantenstellung, im basalen Teil findet man gelegentlich auch Flächenstellung. Sie häufen sich im apikalen Teil, im basalen Teil ist ihre Zahl bedeutend geringer.

Im Experiment zeigen ältere Rindenschläuche stärkere Veränderung der Chloroplasten als jüngere. Innerhalb desselben Rindenschlauches scheint die Beeinflussung basal etwas stärker zu sein als apikal. Zur Untersuchung wurden daraufhin stets Rindenschläuche von entsprechen-

den Stellen, nämlich von der jüngsten voll entwickelten Astgabelung, genommen.

Unsere Beobachtungen an den Chloroplasten lassen sich in zwei Gruppen zusammenfassen, sie erstrecken sich auf Veränderungen der Anordnung und der Form.

Bei der ersten Gruppe von Veränderungen wirkt der von außen kommende Reiz namentlich auf das Zytoplasma ein, dessen Zustands-



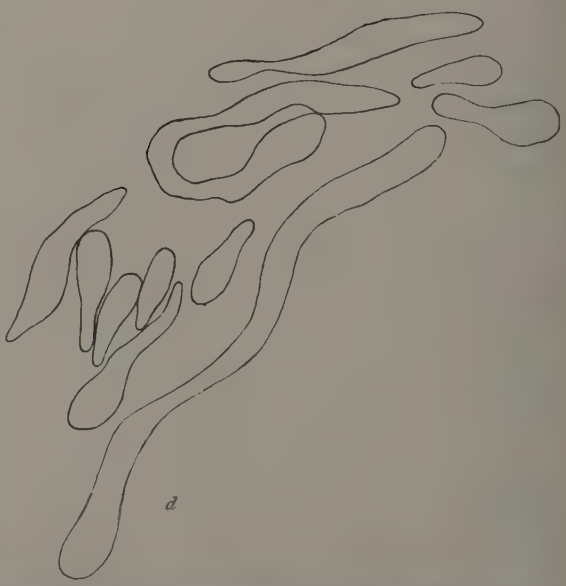


Fig. 8. Codium tomentosum. Chloroplasten. Pflanzen kultiviert in Meerwasser mit Zusatz von *a* Kaliumnitrat 0,5% (Warmkultur), *b* Ammoniumnitrat 0,24% (Warmkultur), *c* Eisenchlorid (der Pfeil gibt die Strömungsrichtung des Zytoplasmas an), *d* Kaliumnitrat 0,5% (Warmkultur). (*a*, *b*, *c* und *d* Komp.-Ok. 15× Homog. Immers. num. Apert. 1,30. *c* ohne Zeichenapparat gezeichnet).

änderungen oder Strömungen dann eine mehr oder weniger weitgehende Verlagerung der Chloroplasten verursachten. Im einfachsten Fall blieb die Verteilung der Chloroplasten im Rindenschlauch unverändert, nur gingen die Chloroplasten aus der Profil- in die Flächenstellung über und erschienen dann heller grün.

Am ausgeprägtesten war diese Erscheinung im Oktober in einer Feuchtluftkultur, ferner bei Zusatz von KH_2PO_4 oder von $MnCl_2$. Unabhängig vom Zeitpunkt des Versuchs bewirkten Pepton, Alanin, Ammonium-

nitrat (Fig. 8 *b*) und Glukose eine Umlagerung, die sich jedoch nur auf einen Teil der Chloroplasten erstreckte. Wärme war besonders in den ersten Versuchen im September wirksam. Wie bei der Haarbildung würde wohl das Bild der Beeinflussung wesentlich einheitlicher sein, wenn man die Versuche während der Hauptwachstumszeit wiederholt.

Die stärksten Veränderungen der Chloroplastenanordnung bestanden in der Zusammenballung der Plastiden um die Zellkerne. Diese Erscheinung trat besonders gegen Ende der Versuchszeit (Mitte Oktober) in den verschiedensten Lösungen auf, meist gleichzeitig mit Vakuolenbildung im Plasma oder Entmischungserscheinungen in den Plastiden, — alles Symptome, die mit dem Absterben der Zelle verbunden sind oder mindestens auf eine weitgehende Schädigung hindeuten.

Die Beeinflussung der Chloroplastenform beruht vermutlich auf Konsistenzänderungen im Plastiden oder auf Störungen im Teilungsvorgange. Im ersten Fall kommt es zu einem Auseinanderfließen der Chloroplasten, wobei besonders die außerordentlich schwachen Konturen auffallen (Fig. 9). In Verbindung damit kann auch eine gegenseitige polygonale Abflachung der Plastiden eintreten, die unter normalen Verhältnissen fehlt. Als Beispiel mögen Kulturen mit Aluminiumsulfat (Fig. 9) und Harnstoff genannt sein. Magnesiumsulfat und Jod bewirkten neben dem „Auseinanderfließen" einzelner Chloroplasten auch eine eigenartige Veränderung des Zytoplasmas, das in einzelnen optisch dichteren Strängen sichtbar wurde.

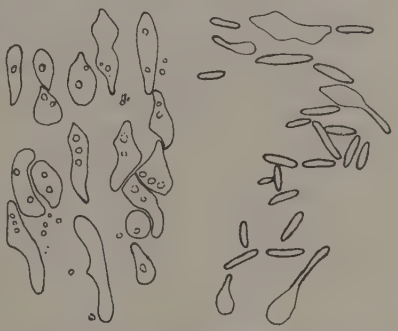


Fig. 9. Codium tomentosum. Chloroplasten von zwei verschiedenen Pflanzen in Meerwasser mit Zusatz von 0,01% Aluminiumsulfat. (Komp.-Ok. 18× Homog. Immers. num. Apert. 1,30.)

Auch die einseitig ausgezogenen Tränenformen, die wohl im Anschluß an einen Teilungsvorgang entstehen, gehören hierhin.

Anzeichen einer Konsistenzänderung sind vermutlich auch die eigenartigen, zuweilen an einem Plastiden sogar mehrfach vorhandenen Torsionen. Sie waren besonders auffällig in Kulturen mit Kaliumnitrat (Fig. 8 *a*).

Eine Störung des Teilungsvorganges führt bei unverändertem Wachstum zur Entstehung stark verlängerter, bandförmiger Chloroplasten, die stets in Kantenstellung stehen. Diese Teilungshemmung

wird nach einiger Zeit überwunden und es zerfällt dann der stark verlängerte Chloroplast in Stücke von normaler Länge. Der ganze Vorgang kann sich innerhalb von 24 Stunden abspielen. Bei Gegenwart von Aluminiumsulfat war in den ersten Versuchen, Ende September, die Verlängerung am größten; bei Zusatz von Eisenchlorid (Fig. 8 *c*) verstrich die längste Zeit bis zum Einsetzen der Teilungen.

In Dunkelkulturen fiel gegenüber den Kontrollen eine wesentliche Zunahme der semmelförmigen, also in Teilung begriffenen Chloroplasten auf.

Zusammenfassung.

Wie die Haarbildung, ist auch die Veränderlichkeit der Chloroplasten bei Codium tomentosum, abhängig vom Zustand der Pflanze und damit vom Zeitpunkt des Versuchs.

Die unter dem Einfluß äußerer Faktoren beobachteten Veränderungen erstreckten sich auf eine Umlagerung der Chloroplasten innerhalb der Zelle, ferner auf Änderungen der Größe, der Konsistenz und der Form. Eine Parallelität zwischen Haarbildungsreaktion und Chloroplastenveränderung war nicht zu erkennen.

Botanisches Institut der Technischen Hochschule Karlsruhe.

Literaturverzeichnis.

Zu 1.:

Dostál, R., (I) Zur Frage der Fortpflanzungsorgane der Caulerpaceen. Planta 5, 1928.

— (II) Sur les organes reproducteurs de Caulerpa prolifera. C. R. de l'Acad. des Sc. Paris 187, 1928.

— (III) Caulerpa Ollivieri n. sp. Bull. de l'Inst. Oceanogr. Monaco, No. 531, 1929.

— (IV) Über Holokarpie bei den Caulerpaceen. Planta 8, 1929.

— (V) Über Caulerpa-Fruktifikation unter künstlichen Kulturbedingungen. Planta 8, 1929.

Funk, G., Die Algenvegetation des Golfs von Neapel. Pubblicaz. della Staz. Zool. Napoli. vol. 7, Suppl., 1927.

Montague, C., De l'organisation et du mode de reproduction des Caulerpées. Ann. des Sc. Nat., 2. ser., t. IX, Botanique. Paris 1838.

Nägeli, C., Caulerpa prolifera Ag. Ztschr. f. wissensch. Bot., herausg. v. Schleiden u. Nägeli 1, 1844.

Oltmanns, Fr., Morphologie und Biologie der Algen, Bd. 1. Jena 1922.

Schussnig, B., Die Fortpflanzung von Caulerpa prolifera. Österr. Bot. Ztschr. 78, 1929.

Nachtrag bei der Korrektur: In Heft 7 der Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., Bd. 47, 1929 ist eine weitere Mitteilung Dostáls erschienen, die in der Hauptsache eine Auseinandersetzung mit Schussnig enthält. Darauf hat Schussnig in Heft 8 der Berichte in einer Erwiderung geantwortet, auf die näher einzugehen nicht lohnt, da die Priorität der Funde Dostáls ja gar nicht anzuzweifeln ist. Wer die Schwärmerbildung im Golf von Neapel zuerst beobachtet hat, scheint uns eine Frage von so untergeordneter Bedeutung zu sein, daß wir uns darüber nicht mit Schussnig auseinandersetzen werden.

Zu 2.:

Berthold, G., Beiträge zur Morphologie und Physiologie der Meeresalgen. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botanik, 13, 1882.
Falkenberg, P., Die Rhodomelaceen des Golfs von Neapel. Berlin 1901.
Oltmanns, Fr., Morphologie und Physiologie der Algen, Bd. 3. Jena 1923.
Reinke, J., Beiträge zur Kenntnis der Tange. Pringsh. Jahrb. f. wissensch. Botanik, 10, 1876.

Zu 3.:

Oltmanns, Fr., Morphologie und Physiologie der Algen, Bd. 3. Jena 1923.
Schürhoff, P. N., Die Plastiden. Linsbauers Hdb. d. Pflanzenanatomie, I. Abt., 1. Teil. Berlin 1924.

Versuche über die Massenproportionalität bei der Regeneration von Bryophyllum crenatum.

Von R. Dostál.

Mit 4 Abbildungen im Text.

Einleitung.

Zweck nachfolgender Versuche ist es, die komplizierten Wechselverhältnisse, die bei der Regeneration an möglichst vereinfachten Pflanzenobjekten zutage treten, in quantitativer Hinsicht zu erfassen. Die auf dasselbe Thema Bezug habenden quantitativen „Gesetze" J. Loebs können der Kritik eines experimentell arbeitenden Pflanzenmorphologen nicht standhalten, da darin in keiner Weise die schon lange vor Loeb bekannten Fälle von Hemmungswirkungen seitens größerer Massen von regenerierenden Teilen berücksichtigt erscheinen. Des weiteren kann auch nur derjenige, der an die Pflanze mit der unbegründeten Meinung herantritt, daß ihrem im Laubsproß auf den ersten Blick so einfach und monoton erscheinenden äußeren Bau auch eine gleiche innere morphogenetische Beschaffenheit entspricht, an der vorgefaßten Ansicht einer solchen direkten Proportionalität bei der Regeneration, wie dies Loeb getan hat, festhalten. In Loebs „mass relation" kommen alle die feinen Wechselbeziehungen, die zwischen den einzelnen Teilen der Pflanze herrschen, nicht in Betracht. Sowohl in einzelnen Blattregionen als auch in verschiedenen aufeinanderfolgenden Blättern und Achsenteilen sind morphotische Unterschiede unleugbar vorhanden, die selbst bei Anwendung der Loebschen Methode zu direkt entgegengesetzten Ergebnissen führen.

Vorläufige Untersuchungen (Dostál 1927) brachten Resultate, durch die die Regel J. Loebs widerlegt erschien, und gleichzeitig gaben sie den Anstoß zu einer weiteren Vertiefung der Untersuchungen betreffs der Wechselbeziehungen zwischen den verschiedenen Knospenarten, der Einwirkung von Internodien und Blättern und des Einflusses von äußeren Bedingungen. Dabei mußte allerdings das Versuchsmaterial verschiedenen Operationen unterworfen werden, denn bekanntlich lassen

sich all die komplizierten Korrelationen von Pflanzenteilen am leichtesten durch zweckmäßige Schnitte aufdecken. Wenn wir auch noch weit entfernt davon sind, diese Versuchsergebnisse vollkommen zu begreifen, müssen trotzdem die vielen Regelmäßigkeiten, die hierbei zutage treten, einer ernsten Beachtung gewürdigt werden.

Überzeugt davon, daß jeder an dem zugeschnittenen Objekt festgestellten Regelmäßigkeit auch eine solche an der intakten Pflanze entspricht, verfolge ich mit dieser Arbeit das Ziel, die inneren Faktoren der individuellen Entwicklung einer intakten Pflanze näher zu beleuchten. Allerdings besteht zwischen dem Verhalten der durch Schnitte hergestellten einknotigen Sproßstücke und dem der ganzen Pflanze eine große Kluft, die erst durch eine Unmenge von weiteren Versuchen ausgefüllt werden könnte. Bei der so verwickelten Abhängigkeit der Wachstums- und Regenerationsvorgänge von vielen äußeren und inneren Faktoren können allerdings graduelle Abweichungen innerhalb so komplizierter Verhältnisse nicht überraschen. Jeder Unvoreingenommene muß in folgenden Versuchen regelmäßige quantitative Abweichungen bemerken, die bei nur oberflächlicher Beobachtung oder auch bei bloßer Abmessung der Regenerate der Aufmerksamkeit entgehen. Aus diesem Grunde bietet die von Loeb angewendete Methode der Gewichtsbestimmung einen unleugbaren Vorteil. Es kann allerdings nicht behauptet werden, daß die Gewichtsmethode beim Studium der korrelativen Beziehungen zuerst von Loeb angewendet wurde.

Die Faktoren, die die Entwicklung der blattbürtigen Knospen an Bryophyllum bestimmen, wurden eingehend bereits von Goebel (1902, 1903, 1908) behandelt. In Anschluß an die ersten Versuche Loebs ging Goebel (1916) nochmals auf die Bryophyllum-Versuche ein und zeigte, daß Loebs Mitteilungen nichts wesentlich neues bringen. Dies gilt auch von der durch Loeb (1915) auf dieselbe Art, wie durch mich bereits 6 Jahre vorher, nachgewiesenen direkten Korrelation zwischen dem Blatt und seiner Achselknospe. Zum zweitenmale wurden die Versuche Loebs von Ossenbeck (1927) in einer auch die Literatur eingehend erschöpfenden Abhandlung kritisiert, in der auch die Ansichten anderer Forscher über die Auslösung der Regenerationsvorgänge geprüft werden.

Die Kontrolle der durch Loeb aufgestellten quantitativen Gesetze nahm ich, soviel mir bekannt ist, als erster vor. Wie ich vorläufig (1927) mitgeteilt habe, ging ich in derselben Weise wie Loeb vor, um die „relative Produktion“ festzustellen. Unter „relative Produktion“ ist zu verstehen, wieviel Milligramm Regenerate (Triebe und Wurzeln) von

einem Gramm Blatt- oder Achsenmasse hervorgebracht wird. Überzeugend gestalten sich diese Produktionswerte erst dadurch, daß sie immer im Vergleich angewendet werden. Erst der Vergleich dieser relativen Produktionen, die aus möglichst vergleichbarem Material errechnet wurden, hat vollen Wert für die quantitative Beurteilung dieser Regenerationsvorgänge. Absolut kommt einzelnen Werten auch deswegen keine Bedeutung zu, weil es nur von dem Zeitpunkt abhängt, in dem der jeweilige Versuch unterbrochen wird, was für Zahlen sich für die relativen Produktionen ergeben. Die Abweichungen meiner Ergebnisse von den Loebschen können keineswegs auf die verschiedene Größenentwicklung der regenerierten Triebe zurückgeführt werden, denn meine Versuche bewegten sich hinsichtlich Versuchsdauer und Entwicklungsstufe der Triebe in denselben Grenzen wie die Loebschen. In den gesetzmäßigen Schwankungen der relativen Produktion kommen weit stabilere Momente zur Geltung als die ungleiche nutritive Abhängigkeit der regenerierten Triebe von den sie produzierenden Blättern bzw. Achsenstücken! Die Frage, ob die sich regenerierten Triebe in ihrer Ernährung auf das Mutterorgan völlig angewiesen sind oder ob sie sich bereits selbständig zu ernähren vermögen, erscheint in diesem Zusammenhang nebensächlich. Auch darauf kann es nicht ankommen, daß ich Bryophyllum crenatum, Loeb dagegen calycinum als Versuchsobjekt verwendete, denn analoge Abweichungen von der Regel Loebs konnten auch bei ganz anderen, nur durch Heranwachsen der Achseltriebe regenerierenden Pflanzen (Scrophularia nodosa, Circaea intermedia u. a.) leicht nachgewiesen werden.

Material und Methodik.

Zu den in dieser Arbeit mitgeteilten Versuchen wurden ausschließlich starke Pflanzen verwendet, die im Sommer vorher im Freien, vor ungünstigen Witterungseinflüssen genügend geschützt, gezogen wurden und sich im Januar regelmäßig zur Blüte anschickten. Benützt wurden nur völlig ausgewachsene Teile, denn bei noch wachsenden konkurriert die Produktion der Triebe und Wurzeln mit dem Zuwachs des regenerierenden Teiles und fällt demzufolge sehr schwach aus. Aus diesem Grunde mußte von den obersten, noch nicht völlig ausgewachsenen Blättern und Sproßstücken der vor der Blüte stehenden Exemplare abgesehen werden; desgleichen konnten auch die untersten Blätter, da sie bald nach dem Aussetzen zu vergilben und abzusterben beginnen, nicht benützt werden.

Im Gegensatz zu Loebs Versuchen wurde auf die ungleiche morphotische Qualität der einzelnen Regionen am Muttersproß sorg-

fältig geachtet und deswegen wurden die isolierten Blätter und Sproßstücke, die durch Teilung des Laubsprosses auf die bei den einzelnen Versuchen angegebene Weise erhalten worden waren, immer in bestimmter Reihenfolge nebeneinandergelegt, um nur die einer bestimmten Region entstammenden Teile miteinander vergleichen zu können. Dasselbe gilt allerdings noch mehr von den einzelnen Teilen desselben Blattes, die nicht gleichartig reagieren, wie dies Loeb annimmt. Wir begehen einen nicht zu unterschätzenden Fehler, wenn wir von verschiedenen Individuen stammende Teile miteinander vergleichen, auch wenn sie sehr gleichartig entwickelt erscheinen. Durch die quantitative Methode können aber auch zwischen den untereinander doch am besten vergleichbaren, demselben Knoten entspringenden Blättern auch unter denselben Kulturbedingungen beträchtliche Unterschiede festgestellt werden, die auf eine große Labilität der inneren Vorgänge schließen lassen. Erst durch die Vornahme von mehrfachen Versuchskombinationen konnten die Folgen solcher inneren Asymmetrie ausgeschieden werden. Die mehr oder minder großen Schwankungen erscheinen verständlich, wenn man berücksichtigt, daß z. B. bei Scrophularia in isolierter Kultur oft eines von den beiden gegenüberliegenden Blättern reichlich Wurzeln, das andere nur einen ansehnlichen Kallus ausbildet. In solchen Fällen können auch gleichzeitige Berechnungen des Trockengewichts der regenerierenden Teile Aufschluß geben. Auf dieses wurden, im Gegensatz zu Loeb, in allen Versuchen Bedacht genommen und dies führte zu beachtenswerten Ergebnissen. Dasselbe gilt auch von der vorläufig nur in einigen wenigen Fällen ausgeführten orientierenden Bestimmung des Zuckergehalts [1]). Dagegen wurde von einer oft bei solcher Gelegenheit vorgenommenen Feststellung des Aschengehalts abgesehen, da dieser bei einer Pflanze, die so weitgehend von der Wasser- und Nährsalzzufuhr im Bereich solcher Versuche unabhängig zu sein scheint, von keiner großen Bedeutung sein kann.

Da es zum Zwecke der Herabminderung von technischen Fehlern notwendig erscheint, eine größere Anzahl Blätter usw. auf einmal zu verarbeiten und abzuwiegen, so wurden die feinen individuellen oder lokalen Wertunterschiede durch Mittelwerte ersetzt.

Dieses Versuchsobjekt bietet den Vorteil, daß die Veränderungen in der Wasser- und Nährsalzzufuhr im Laufe des Versuchs keine Rolle

---

1) Der Gehalt an reduzierenden Zuckern wurde nach der Bertrandschen Methode (Abderhaldens Handb. d. biol. Arbeitsmeth., V, 174) volumetrisch bestimmt und auf Glukose bezogen. Die Zahlen stellen $^0/_{00}$ des Frischgewichtes vor.

spielen. Nachdem in den ersten Versuchen die von Loeb angewendete, in der Botanik allerdings nicht übliche Kultur der Blätter — indem sie über Wasser aufgehängt mit der Spitze in dasselbe eintauchen — bereits über die Unzulänglichkeit seiner Schlüsse belehrte, wurde diese durch gewöhnliche Kultur auf feuchtem Sande ersetzt, die nicht nur mit Rücksicht auf die technische Durchführung der Versuche, sondern auch auf die Deutung ihrer Ergebnisse viel einfacher erscheint. Wie bereits aus Versuchen Goebels (1902), Schuberts (1913) u. a. hervorgeht, werden durch das lokalisierte Eintauchen des Blattes in Wasser oder umgekehrt durch Fixierung desselben in trockener Luft, die gewöhnlichen Korrelationen, auf die es bei der Lösung der Proportionalitätsfrage vor allem ankommen muß, oft völlig verändert, indes auch hierin läßt sich der Grund der abweichenden Resultate Loebs kaum suchen. Wir ersehen bereits aus den von Loeb angeführten Tabellenwerten, daß auch diese ungeeignete Kulturweise zu regelmäßigen — als solche allerdings erst in vorliegender Arbeit charakterisierten — Variationen in mehreren Fällen geführt hätte, die aber von ihm, im Banne der vorgefaßten Idee einer direkten Proportionalität, völlig übersehen wurden.

Die Versuche wurden von mir und meinen Mitarbeitern, von denen besonders Herr Dr. V. Kolendo genannt werden soll, teils in Trocken-, teils in Feuchtkultur ausgeführt. Zu der letzteren wurden hölzerne Kistchen verschiedener Größe, meist jedoch in gleichen Dimensionen von $30 \times 40 \times 8$ cm (Höhe) benützt, mit einer 1—2 cm dicken Sandschicht versehen. Alle waren während des Versuchs durch Glasscheiben zugedeckt und in einem dem Laboratorium anliegenden Glasbalkon (Westseite) exponiert. Auf Gleichheit der Versuchsbedingungen in den miteinander zu vergleichenden Objekten wurde sorgfältig geachtet und es wurde, um eine gleichmäßige Feuchtigkeit des Sandes zu erzielen, nur neben den Blättern gegossen. Die ebene Oberfläche des Sandes gestattet die durchwegs gleichförmige Berührung der Blätter mit dem feuchten Medium. Wenn trotz größter Sorgfalt vereinzelte Blätter usw. zugrundegehen, so wurden immer auch die ihnen entsprechenden Gegenblätter aus dem Versuch bzw. der Trockengewichtsbestimmung ausgeschlossen. Mit Rücksicht auf die je nach der Versuchszeit schwankende Temperatur belehren über die Größenentwicklung der reduzierten Triebe besser als die Zeitdaten, die konkreten Gewichte oder einzeln angeführten Messungsangaben. Da die Temperatur des Raumes bei meinen im Herbst und Winter vorgenommenen Versuchen tiefer war als diejenige der Loebschen Versuche (20—30° C bei Loeb), so war

die in meinen Versuchen erreichte Entwicklung der Triebe, trotz oft längerer Versuchsdauer, doch ganz gut mit den Loebschen Versuchen (22—33 Tage) vergleichbar.

Nach Abschluß des Versuchs wurden Pflanzen herausgenommen und planmäßig in Gruppen vereinigt, Triebe mit Wurzeln von den Randkerben abgebrochen, die Stützblätter oder die Internodien von Sand gereinigt und auch frisch gewogen, während die reproduzierten Triebe samt den Wurzeln in größere Schalen mit Wasser kamen, um die Wurzeln mit Sand vollständig zu befreien. Allerdings ohne Bestimmung des Frischgewichts wurden diese sowohl wie die Blätter und Sproßstücke in den elektrisch geheitzten Trockenschrank (W. C. Heraeus, Hanau) eingeführt. In diesem wurden sie bis auf das konstante Gewicht (schließlich bei einer Temperatur von 110° C) ausgetrocknet und alsdann noch warm auf der analytischen Wage abgewogen. In derselben Weise wurde auch bei Versuchen unter anderen Kulturbedingungen vorgegangen, z. B. im Dunklen (in einer Dunkelkammer), wo für die Kultur ebenfalls zugedeckte Kisten mit feuchtem Sand dienten. Des weiteren wurde weitgehend eine Art von Trockenkultur angewendet, bei der die isolierten Blätter oder Sproßstücke einfach auf Holzbretter mit einer erhöhten Randleiste in Gruppen, die die Unterscheidung der zueinander gehörigen Objekte zuließen, gelegt wurden. Dabei wurden Teile ohne Wasserzufuhr bei einer relativen Luftfeuchtigkeit von etwa 55—70% gehalten. Aus der Tatsache, daß durch diese Trockenkultur viel höhere Produktionswerte erreicht wurden, als in der Feuchtkultur, erhellt, daß es wahrscheinlich vorteilhaft wäre, jene Bedingungskonstellation aufzusuchen, unter der Höchstwerte der relativen Produktion erreicht würden. Allerdings wäre der damit zu verfolgende Zweck nicht die Prüfung der Außenbedingungen selbst, sondern ihres Einflusses auf die Korrelationsverhältnisse. Nur eine geringere Anzahl von Versuchen wurde auch in Wasserkulturen ausgeführt und zwar in der Weise, daß Blätter oder Sproßstücke in Eprouvetten mit Wasser oder Nährlösung gehalten wurden. Schließlich wurden auch Lösungen verschiedener Chemikalien den Blättern injiziert und nachher die relative Produktion der injizierten sowie der nichtinjizierten, unter gleichen Bedingungen auf feuchtem Sand gehaltenen Gegenblätter miteinander verglichen.

Wie aus der folgenden Versuchsbeschreibung ersichtlich, wurde eine größere Anzahl von Versuchen immer gleichzeitig eingeleitet und auch gleichzeitig zum Abschluß gebracht, so daß ihre Ergebnisse noch besser vergleichbar erscheinen. Oft wurden überdies die schon bei der Versuchsanstellung geteilten Objekte vor dem Trocknen einer weiteren Zer-

legung unterzogen, um an möglichst kleinen Stückchen die Lokalisation der Wachstumsvorgänge zahlenmäßig zu erfassen. Dagegen wurde bei der Beurteilung der Produktion nicht abgesondert auf die regenerierten Wurzeln und Triebe geachtet, denn es konnten schon in orientierenden Versuchen keine Beziehungen in ihrer Regeneration nachgewiesen werden. So stellen die relativen Produktionszahlen die ganze Summe der Ernte vor, allerdings meist nur auf die regenerierenden Blätter bezogen, obwohl es in anderen Fällen nötig ist, die neugebildeten Triebe und Wurzeln mit den Internodien in Zusammenhang zu bringen.

Die Versuche werden hier auf nachfolgende Art beschrieben:

1. Versuche mit isolierten Blättern, in denen demzufolge nur das Verhalten der blattbürtigen Knospen berücksichtigt wird,

2. Versuche mit isolierten Sproßstücken ohne Stützblätter, bei denen es daher wieder nur auf die Achseltriebe ankommt,

3. Versuche mit einknotigen Sproßstücken, an denen das komplizierte Ineinandergreifen der Axillar- und Marginaltriebe in bezug auf ihre Abhängigkeit von den Stützblättern und Abschnitten der Mutterachse unter verschiedenen Versuchsvariationen behandelt wird.

I. Versuche mit isolierten Blättern.

1. Abhängigkeit der Massenproportionalität von dem Ursprungsort der Blätter.

Zunächst galt es, die bei einer Pflanze nach dem Orte der Entstehung an dem Mutterstengel variierende morphogenetische Qualität ihrer Teile quantitativ zu erfassen, d. h. auf die im vorhergehenden angegebene Weise zu bestimmen, ob basale, mittlere und apikale Blätter desselben Stengels nach der Isolation die gleiche oder eine abweichende Masse von blattbürtigen Trieben und Wurzeln produzieren.

Versuch 1. — Am 10. Okt. 1928 wurden Blätter von vier Bryophyllum-Pflanzen (410—460 mm Länge des Laubsprosses) isoliert und der Feuchtkultur unterzogen. Im Ganzen wurden von jedem Exemplar 10 bis 12 Blattpaare mit Ausschluß der obersten, noch jungen, nur etwa 20×11 mm (Länge $\times$ Breite) messenden Blätter benutzt. Gleichzeitig wurden Blätter von anderen vier mit den obigen möglichst vergleichbaren Exemplaren der obenbeschriebenen Trockenkultur ausgesetzt. Am 20. Okt. maßen die Marginalknospen 0,9—2 mm, an den nur an der Luft gehaltenen Blättern waren sie etwas kleiner und an den der obersten Sproßregion entnommenen Blättern noch undeutlich. Am 1. Nov. maßen Knospen

bis 3 mm, und zwar mit einer größeren Entwicklung in den apikalen Blattteilen. Am Schluß des Versuchs (10. Nov.) maßen die Triebe an apikalen Blättern 15 mm, an basalen 7 mm. Von zwei Pflanzen wurde aus jedem Knoten je ein Blatt auf Trockensubstanz und das andere auf Zuckergehalt geprüft (sowohl der Blätter als der regenerierten Organe). Basale, mediale und apikale Blattpaare wurden separat behandelt (Tab. 1).

Tabelle 1.

Ursprungsregion	Blätter			Triebe	Produktion	Blätter		Triebe	
	Frischgew. in g	Trock.-gew. in g	Trock.-gew. in g	Trockengewicht in g		Frischgew. in g	Zuckergehalt	Frischgew. in g	Zuckergehalt
basal	10,45	0,48	4,59	0,14	292	9,44	5,96	1,70	15,72
medial ...	11,99	0,55	4,59	0,17	305	12,60	4,49	1,12	23,39
apikal	9,36	0,47	5,02	0,19	404	9,29	3,18	1,05	24,94

Die apikalen Blätter weisen ein bedeutend größeres perzentuelles Trockengewicht auf als die unteren, bei Marginaltrieben bemerkt man ein dementsprechendes Zunehmen der Produktion. Im Gegensatz zum Trockengewicht steigt der Gehalt an Zucker von den basalen zu den apikalen Blättern, während er in den neugebildeten Trieben abnimmt.

In den zwei verbleibenden Exemplaren wurde das perzentuelle Trockengewicht und die relative Produktion in der Weise bestimmt, daß immer je ein Blatt jedes Knotens ganz belassen, daß andere vor dem Austrocknen durch einen Querschnitt halbiert wurde (Tab. 2).

Tabelle 2.

Ursprungsregion	Blätter		Triebe	Produktion	Blatthälften				Triebe				Summe der Prod.
					basal		apikal		Trockeng.		Produktion		
	Frischgew. in g	Trock.-gew. %	Trock.-gew. in g		Trock.-gew.	Trock. %	Trock.-gew.	Trock. %	bas.	apik.	bas.	apik.	
bas.	0,54	4,88	0,18	333	0,34	5,22	0,23	5,28	0,11	0,13	324	565	421
med.	0,60	4,35	0,26	433	0,35	5,39	0,24	4,38	0,09	0,30	257	1250	661
apik.	0,38	4,58	0,23	605	0,23	4,55	0,18	4,64	0,05	0,40	217	2220	1098

Die perzentuellen Trockengewichte der beiden Blattregionen ergaben, im Gegensatz zu einem weit regelmäßigeren Verhalten der Blätter in anderen Versuchen, schwankende Werte. Die relative Produktion der ganzen Blätter nimmt von den basalen zu den apikalen stark zu. Auffallend tritt der Unterschied in der Verteilung der Triebmasse an den beiden Blatthälften hervor, wenn die reproduzierten Triebe nur auf die (apikale oder basale) Blatthälfte,

von der sie nach dem Durchschneiden des Blattes abgebrochen wurden, bezogen werden. Während in der apikalen Blattregion sämtlicher Blätter ohne Rücksicht auf ihren Ursprungsort die relative Produktion größer ist als in der basalen, ist die Größe des Unterschiedes zwischen den beiden Blatthälften in Hinblick auf diesen Ursprungsort regelmäßig verschieden. Aus dem Vergleich der partiellen Produktionswerte, wie sie die letzten Kolonnen der Tab. 2 aufweisen, folgt, daß die Masse der am oberen Rand apikaler Blätter neugebildeten Triebe die der am unteren Rand entstandenen mehr als zehnmal übertrifft, während dieses Verhältnis bei den basalen Blättern kaum den Wert von 2 erreicht. Bei oberflächlicher Beobachtung oder bei Bearbeitung nur ganzer Blätter ist von diesen interessanten lokalen Unterschieden nichts zu bemerken. Gewiß ist diesen am oberen Rand neugebildeten Trieben der Hauptanteil an der maximalen Produktion der apikalen Blätter beizumessen. Je mehr die Knospen am oberen Blattrande heranwachsen, wie dies an den apikalen Blättern der Fall ist, desto mehr wird die Triebentwicklung in den basalen Blattkerben unterdrückt. Augenscheinlich herrscht zwischen den am oberen bzw. unteren Blattrand sich entwickelnden Trieben eine Korrelation, die je nach dem Ursprungsort der isolierten Blätter sich in ungleich hohem Maße betätigt.

Auf ähnliche Art und Weise wurden auch die Blätter aus der Trockenkultur bearbeitet und die Ergebnisse hiervon weisen die Tab. 3 und 4 auf.

Tabelle 3.

Ursprungsregion	Blätter			Triebe	Produktion	Blätter		Triebe	
	Frischgew.	Trock.-gew.	Trock. %	Trockengewicht		Frischgew.	Zuckergehalt	Frischgew.	Zuckergehalt
basale	2,21	0,24	10,9	0	0	1,30	15,91	1,66	16,38
mediale ..	2,40	0,27	11,3	0,18	667	2,81	9,41	2,38	22,25
apikale ...	2,30	0,32	13,9	0,15	469	2,55	10,58	1,87	15,04

Tabelle 4.

Ursprungsregion	Blätter		Triebe	Produktion	Blatthälften				Triebe			
					basale		apikale		Trockeng.		Produktion	
	Trock.-gew.	Trock. %	Trock.-gew.		Trock.-gew.	Trock. %	Trock.-gew.	Trock. %	bas.	apik.	bas.	apik.
basale ..	0,22	11,23	0,16	727	0,14	9,09	0,12	20,34	0,80	1,17	571	975
mediale .	0,35	11,13	0,16	456	0,20	10,87	0,11	13,25	0,78	1,43	385	1300
apikale .	0,36	13,95	0,11	306	0,19	12,34	0,11	13,75	0,33	0,97	177	881

Die trockengehaltenen Blätter weichen von den im feuchten Raume gezogenen in mehrfacher Hinsicht ab. Parallel mit einem weitgehenden Wasserverlust der Blätter, die am Schlusse des Versuchs wie völlig vertrocknet aussehen, nimmt deren perzentuelles Trockengewicht von den basalen zu den apikalen zu, dagegen fällt die relative Produktion in gleicher Richtung ab. In der Trockenkultur ist in allen Fällen in Übereinstimmung mit der Feuchtkultur eine weit größere relative Produktion am apikalen als am basalen Rand aller Blätter ohne Rücksicht auf die Ursprungsregion zu bemerken. Auch hier sind die Unterschiede zwischen den beiden Hälften der in verschiedener Höhe entnommenen Blätter ungleich groß. Während am oberen Rand der basalen Blätter kaum zweimal so viel Triebe produziert werden als am unteren, ist die Produktion bei den apikalen fast fünfmal so groß. Damit stimmt hier auch das perzentuelle Trockengewicht überein, das in apikalen Teilen immer größer ist als in basalen, gleichgiltig, um welche Blätter es sich handelt. Aus den Zahlen der Tab. 4 geht demnach hervor, daß auch bei der Trockenkultur das korrelative Übergewicht der apikalen Knospen über die basalen nicht verschwindet. Wenn auch ein Vergleich beider Kulturarten zu einem abweichenden Ergebnis in bezug auf die apikalen Blätter führt, so erscheint doch sehr beachtenswert, daß auch bei unterbundener Wasserzufuhr die Produktion an sich nicht herabgemindert ist.

Versuch 2. — Am 10. Okt. wurden Blätter von vier Exemplaren (260—340 mm lang und mit je 8—11 Blattpaaren versehen) isoliert und von jedem Blattpaar eines auf feuchten Sand gelegt, im anderen hingegen die Trockensubstanz in voneinander abgetrennten Gruppen von Blattarten festgestellt. Die in die Kultur versetzten Blätter zeigten am 20. Okt. etwa 1 mm lange und mit Blättchen von 0,8 mm Länge versehene Marginalknospen. An den drei obersten Blättern jedes Exemplars traten noch keine Knospen auf. Am 1. Nov. maßen die Randknospen etwa 3—4 mm, am 8. Nov. wurde der Versuch mit der Bestimmung des Trockengewichts der Blätter und neugebildeten Triebe abgeschlossen (Tab. 5).

Tabelle 5.

Ursprungsregion	Blätter				Triebe	
	Frischgewicht		Trockengewicht	% Trockengewicht	Trockengewicht	Produktion
	Anfang des Versuchs	Schluß				
basal	15,12	12,72	0,61	4,79	0,10	164
medial	15,62	15,79	0,77	4,88	0,15	195
apikal	14,98	10,55	0,56	5,31	0,10	178

Das perzentuelle Trockengewicht nimmt auch in diesem Versuch in den apikalen Blättern zu, die relative Produktion weicht aber von der gewöhnlichen Regel ab, was zweifellos darauf zurückzuführen ist, daß die apikalsten Blätter noch nicht hinreichend erwachsen waren, worauf schon ihre verspätete Regeneration hinweist. Die Maximalproduktion ging auf die zu Beginn des Versuchs bereits völlig herangewachsenen Blätter über. An diesen Blättern ließ sich auch eine auffallende Zunahme des Frischgewichts im Laufe des Versuchs beobachten, während das der basalen und apikalen Blätter abnahm. Weniger sicher erscheint der Schluß, daß bei der isolierten Kultur auch das Trockengewicht zunimmt, wie aus dem Vergleich, mit dem in den gegenüberliegenden Blättern am Anfang des Versuchs bestimmten, geschlossen werden könnte (diese waren am 10. Okt. folgende: 4,41, 4,76, 4,92%). Demnach werden die Assimilationsprodukte nicht völlig für das Wachstum der Triebe verbraucht, sondern kommen auch teilweise in den Blättern zur Ablagerung. Aus diesem Grunde wird die Einschätzung des Zusammenhangs zwischen der Masse der produzierten Marginalknoten und der Menge der Assimilationsprodukte, von denen ein je nach den Umständen ungleich großer Teil in den Blättern selbst aufgespeichert werden kann, wesentlich erschwert und wahrscheinlich erst nach weiteren noch eingehenderen Versuchen lösbar.

Von anderen vier Pflanzen zu gleicher Zeit isolierte Blätter wurden in analoger Weise einerseits gleich auf ihr Trockengewicht geprüft, andererseits frei in der Luft liegen gelassen. Das Wachstum der Marginalknospen ging ebenso vor sich wie auf feuchtem Sand und am Schlusse des Versuchs (8. Nov.) fanden sich etwa 6 mm lange, mit drei Blattpaaren versehene Triebe und etwa 6 mm lange rote Würzelchen vor (Tab. 6).

Tabelle 6.

Ursprungsregion	Blätter					Triebe	
	Frischgewicht		Trockengewicht	% Trockengewicht		Trockengewicht	Produktion
	Anfang	Schluß		Anfang	Schluß		
	des Versuchs			des Versuchs			
basal ...	23,96	9,46	0,88	3,67	9,30	0,34	386
medial ..	21,06	7,24	0,81	3,84	11,2	0,31	383
apikal ..	12,74	4,86	0.61	4 88	12,55	0,17	279

Die Zunahme der relativen Produktion der Triebe in der Richtung von den basalen zu den apikalen Blättern sowie die Abnahme des perzentuellen Trockengewichts entspricht der bei dieser Kultur üblichen

Regel. Bezogen auf das ursprüngliche Frischgewicht scheint das perzentuelle Trockengewicht der Blätter im Laufe des Versuchs gesunken zu sein. Auf diese Weise werden folgende Zahlen errechnet 3,67, 3,84, 4,88, die von den an Kontrollblättern zu Anfang des Versuchs festgestellten (4,66, 4,93, 5,20) erheblich abweichen. Allerdings muß man beim Vergleiche dieser sich auf Gegenblätter beziehenden Zahlen in Betracht ziehen, daß sie mitunter auch individuell hochgradig voneinander abweichen können. Die Wasserzufuhr wirkt sowohl auf die Zunahme des Trockengewichts als auch auf die der relativen Produktion, besonders an apikalen Blättern, günstig ein. Ohne Wasser bleibt die relative Produktion sowohl in den apikalen Blättern überhaupt wie auch in der apikalen Region jedes einzelnen Blattes stark zurück. Somit steigert ein hinreichender Wassergehalt, besonders in den apikalen Blättern und Blatteilen, stark die relative Produktion.

Versuch 3. — Über die Unterschiede in der relativen Produktion bei der Feucht- bzw. Trockenkultur belehrt ein Versuch, in dem eines von beiden Gegenblättern feucht, das andere trocken gehalten wurde (2. Okt. bis 8. Nov.). Die Ergebnisse dieses Versuches sind aus Tab. 7 ersichtlich.

Tabelle 7.

Art der Kultur				Trocken	Feucht
Blätter	Frischgewicht....	Anfang des Versuchs		22,43	23,42
		Schluß		5,78	21,65
	Trockengewicht..			0,97	1,14
	% Trockengewicht	Anfang		4,32	4,87
		Schluß		16,78	5,26
Triebe	Frischgewicht			6,4	5,7
	Trockengewicht			0,63	0,42
	% Trockengewicht.....			9,84	7,37
	Produktion			649	369

Trotz bedeutender Abnahme des Wassergehalts ist die relative Produktion in der Trockenkultur höher als in der Feuchtkultur. Aus dem Vergleiche der zugehörigen Trockengewichte folgt, daß Stützblätter ein 3,2, Triebe aber etwa nur 1,3 mal so großes in der Trockenkultur im Gegensatz zu der Feuchtkultur aufweisen. Mit bezug auf die Ausgangsfrischgewichte bemerkt man einen beträchtlichen Abfall des perzentuellen Trockengewichts, der zu dem Schlusse berechtigt, daß bei der Trockenkultur relativ mehr plastische Stoffe in die Triebe übergehen als bei der Feuchtkultur. Darauf ist bei der spezifischen inneren Natur dieses Versuchsobjekts, eines Blattsukkulenten,

die auffallende Produktionssteigerung bei der Kultur ohne Wasser zurückzuführen. Dies bezeugt auch ein anderer Versuch (15. Febr. bis 28. März), in dem die auf feuchtem Sand gehaltenen Blättern eine relative Produktion von 706, die bloß auf das Holzbrett gelegten eine solche von 1205 bei einem perzentuellen Trockengewicht der Feuchtblätter von 3,83, dem der Trockenblätter von 21,92 darboten.

2. Abhängigkeit der relativen Produktion von der Flächenausdehnung der regenerierenden Blätter.

Zur Kontrolle der Loebschen Teilungsversuche wurden bei den in diesen Abschnitten beschriebenen Versuchen Blätter durch reichlich variierte Schnitte geteilt.

Versuch 4. — Von vier 330—450 mm langen Stengeln mit 10 bis 15 Blattpaaren wurden alle Blätter abgeschnitten und quer halbiert, und von jedem Knoten ein Blatt zur Kultur auf feuchtem Sande benützt, das andere gleich in den Trockenschrank eingeführt; vorher wurden alle Blätter durch einen in der Mitte der Längsachse geführten Querschnitt in eine apikale und basale Hälfte zerlegt. Bei einer solchen Halbierung überwiegt allerdings immer das Gewicht der basalen Hälfte, da ihr unterer Rand aufgerollt und sie infolgedessen, sowie durch die hier stärker hervortretende Mittelrippe regelmäßig schwerer ist. Bis zum 1. Nov. wurden an allen Blatthälften mit Ausnahme der der oberen Region des Muttersprosses entnommenen, noch nicht völlig ausgereiften, ein gewisses Knospenwachtum festgestellt. Dieser Versuch wurde am 8. Nov. mit den in Tab. 8 angegebenen Werten abgeschlossen. Die

Tabelle 8.

Ursprungsregion	Blätter								Triebe			
	Frischgewicht am				Trockengewicht		% Trockengewicht		Trockengewicht		Produktion	
	Anfang		Schluß									
	bas.	apik.	bas.	apik.	bas.	apik.	bas.	apik.	bas.	apik.	bas.	apik.
basal ...	22,74	19,95	15,72	12,81	0,92	0,71	5,85	5,25	0,27	0,39	293	549
medial .	17,02	14,80	15,61	12,73	0,79	0,63	5,06	4,94	0,21	0,24	268	380
apikal ..	11,06	10,46	10,68	10,00	0,58	0,53	5,43	5,30	0,07	0,20	120	377

Schwankungen des perzentuellen Trockengewichts gestalten sich nur in der basalen Blatthälfte regelmäßiger, in welchen eine mit der Ursprungsregion aus dem Muttersproß zusammenhängende Abnahme dieses Wertes zu verzeichnen ist. Die Basalblätter weisen in ihren beiden Hälften die größten perzentuellen Trockengewichte auf. Dieses abweichende Verhalten kommt auch in der relativen Produktion zum Vorschein, die

Tabelle 8a.

Blatthälfte	basal			apikal		
Ursprungsregion	Frischgewicht	Trockengewicht	% Trockengewicht	Frischgewicht	Trockengewicht	% Trockengewicht
basal	23,41	1,13	4,82	20,45	0,91	4,45
medial	16,34	0,84	5,14	15,08	0,70	4,64
apikal	11,37	0,64	5,62	10,62	0,59	5,55

ebenfalls von der basalen zu der apikalen Blattgruppe sinkt, und zwar viel stärker in der unteren als in der oberen Blatthälfte.

Vergleicht man die Produktion der halbierten Blätter mit der der im ersten Versuche bearbeiteten ganzen, so nimmt man eine nicht unbeträchtliche Steigerung der Produktion als Folge von Blatteilung wahr. Auch an gleich zu Versuchsbeginn geteilten Blättern läßt sich eine viel bedeutendere Produktion der apikalen als der basalen Blatthälften konstatieren. Daraus folgt, daß die Faktoren, die für die Produktionsunterschiede zwischen den einzelnen Blattregionen maßgebend sind, allein in den die Knospen tragenden Teilen zu suchen sind. Erst in zweiter Linie und besonders in späteren Wachstumsstadien werden Entwicklungsdifferenzen durch die korrelativen Wechselwirkungen der einzelnen Knospen verstärkt. Auch hier macht sich die verschiedene, vom Ursprungsort an der Mutterpflanze abhängige Qualität der Blätter bemerkbar. An den basalen und medianen Blättern ist das Produktivitätsübergewicht der apikalen Hälfte gegenüber der basalen kaum zweimal so groß, während sich dieses Verhältnis für die der oberen Region entnommenen Blättern mit drei festsetzen läßt. Darin tritt die Unterbrechung der Korrelationen zwischen den oberen und unteren Randknospen sehr anschaulich zutage, denn an nicht halbierten Blättern zeigen die apikalen Knospen, wie oben bemerkt, eine mehr als zehnmal größere Produktion als die basalen.

Versuch 5. — Des besseren Vergleichs halber wurden in einem vom 9. Okt. bis 8. Nov. andauerndem Versuch isolierte Blätter einer Seite ganz belassen, die der anderen quer halbiert und auf feuchtem Sand kultiviert (Tab. 9).

Tabelle 9.

Blatt		Blätter			Triebe	
		Frischgewicht	Trockengewicht	% Trockengewicht	Trockengewicht	Produktion
ganz		17,68	0,83	4,69	0,185	223
halbiert	basal	11,05	0,50	4,52	0,1	200
	apikal ...	8,48	0,37	4,36	0,135	365

Regelmäßig ist in der basalen Blatthälfte das perzentuelle Trockengewicht größer, die relative Produktion jedoch kleiner als in der apikalen. Sie kann in jener bis unter den in ungeteilten Blättern erreichten Wert sinken. Bezieht man die Produktion der beiden Hälften des Blattes auf seine Totalproduktion, so erhält man die Zahl 270, die der mit 223 angegebenen des ungeteilten Blattes überlegen ist. In einem Parallelversuch wurden Werte von 210, 202, 244 festgestellt, die der relativen Produktion der ungeteilten Blätter und der basalen bzw. apikalen Hälften der Gegenblätter entsprechen. In einem weiteren Parallelversuch wurde durch nachträgliche Halbierung des vorher ganz belassenen Blattes das bereits festgestellte starke Produktionsübergewicht der oberen Randknospen noch weiter aufgeklärt. Die Produktionsdifferenzen zwischen den beiden Hälften der vorher geteilten bzw. nicht geteilten Blätter sind zwar nicht groß, aber doch zur Genüge überzeugend (Tab. 10).

Tabelle 10.

Blatt		ganz		halbiert	
Hälfte		basal	apikal	basal	apikal
Trockengewicht	Blätter	0,41	0,34	0,41	0,34
	Triebe	0,13	0,28	0,14	0,20
Produktion		317	823	341	588

Versuch 6. — Gleichzeitig mit dem vorhergehenden wurde ein Versuch angestellt, in welchem die Wirkung der Quer- mit der Längshalbierung verglichen wurde. Bei dreimaliger Wiederholung dieses Versuchs wurde jedesmal die höchste relative Produktion an der apikalen, die kleinste an der basalen Blattpartie konstatiert, während die Seitenpartien beiläufig die Mitte zwischen diesen beiden Werten hielten. Dennoch wiesen auch diese sonst sehr gut miteinander vergleichbaren Längshälften aus unbekannt gebliebenen Gründen merkliche Unterschiede auf (Tab. 11).

Tabelle 11.

Blatthälften		basal	apikal	linke	rechte
Blätter	Frischgewicht	5,8	4,7	5,7	5,21
	Trockengew.	0,29	0,21	0,266	0,238
	%Trockengew.	5,00	4,47	4,67	4,57
Triebe	Trockengew.	0,07	0,065	0,055	0,06
	Produktion	241	309	207	252
Produktion in weiteren zwei Versuchsserien ...		365	500	460	537
		258	554	491	381

Versuch 7. — Am 13. Okt. wurden von drei Pflanzen Blätter entnommen, das eine von jedem Knoten ganz belassen, das andere durch einen Quer- und einen Längsschnitt in vier annähernd gleiche Teile zerlegt. Bei der Kultur auf feuchtem Sand maßen die Marginalknospen am 23. Okt., sowohl an ganzen wie an zerteilten Blättern, etwa 0,2—2 mm. Am 2. Nov. war schon ein Wachstumsübergewicht der bereits 2—4 mm langen Knospen an apikalen Vierteln gut wahrnehmbar. Die Blätter zweier Pflanzen wurden am Schluß des Versuchs (27. Nov.) auf ihr Trockengewicht, die der dritten auf den Zuckergehalt geprüft. Dabei wurden je die beiden apikalen sowie die beiden basalen Blattviertel als eine Blatthälfte betrachtet (Tab. 12).

Tabelle 12.

Blätter	ganz			viergeteilt			ganz	vierg.	ganz	vierg.
Blattregion	Blätter						Triebe			
	Frisch.	Trock.	%	Frisch.	Trock.	%	Trockengew.		Produktion	
basal	7,69	0,39	5,07	6,56	0,34	5,18	0,05	0,08	128	235
apikal	5,39	0,26	4,82	5,56	0,25	4,49	0,12	0,07	462	280

Das perzentuelle Trockengewicht der basalen Hälfte ist, besonders wenn diese noch weiter geteilt wurde, größer als das der apikalen. Die an ganzen erst nach Abschluß des Versuchs querhalbierten Blättern klar hervortretende Entwicklungsdifferenz der oberen und unteren Randknospen wird durch die weitgehende Teilung beinahe ausgeglichen. Dasselbe gilt auch von dem Totalausmaß der relativen Produktion der geviertelten Blätter (254), das nicht einmal den Produktionswert der ganzen Blätter (261) erreicht. Wie man aus den nachfolgenden Versuchen schließen darf, sind an dieser Produktionsabnahme geteilter Blätter gegenüber den ganzen ungünstige Kulturbedingungen beteiligt.

Das Ergebnis der Zuckergehaltsbestimmung am dritten Versuchsexemplar zeigt Tab. 13. Ganze Blätter enthielten relativ mehr Zucker als geteilte, die basalen Hälften der ganzen Blätter mehr als die apikalen. Hieraus kann auf den Abfluß des Zuckers in die basale Hälfte

Tabelle 13.

Blätter	ganz		geviertelt	
	basal	apikal	basal	apikal
Frischgewicht	5,76	3,91	5,06	4,36
Glukosegehalt.....	8,23	7,06	5,40	6,14

geschlossen werden. In den geteilten Blättern stellt sich das Verhältnis des Zuckergehaltes der beiden Blattpartien umgekehrt.

Ein ähnlicher Versuch wurde vom 2. Okt. bis 8. Nov. 1927 unternommen, in welchem aber eine weit höhere Produktion der geteilten gegenüber der der ungeteilten Blätter zutage trat. Es handelte sich in diesem Falle um Blätter in einem viel fortgeschritteneren Reifestadium. Auch das Verhältnis der beiden apikalen zu den beiden basalen Vierteln ist weit geringer als dasjenige zwischen dem am oberen bzw. unteren Rand des ungeteilten Blattes herangewachsenen Triebe. Jenes beträgt etwa 1,26, dieses jedoch 4,25 — wieder ein Beweis für die Korrelation zwischen den oberen und unteren blattbürtigen Knospen (Tab. 14).

Tabelle 14.

Blätter		ganz		geviertelt	
Blattregion		basal	apikal	basal	apikal
Blätter	Frischgewicht	9,4	6,37	9,6	7,75
	Trockengewicht . .	0,51	0,34	0,46	0,355
	% Trockengewicht	5,42	5,34	4,79	4,58
Triebe	Trockengewicht . .	0,03	0,085	0,22	0,215
	Produktion	59	250	478	606

Versuch 8. — Der vorhergehende Versuch wurde derart variiert, daß neben der Feuchtkultur noch eine Trockenkultur vergleichsweise unternommen wurde (Anfang des Versuchs 13. Okt.). Am 12. Nov. waren die Marginalknospen bereits 3 mm lang, und zwar an ganzen Blättern nur aus den oberen Kerben hervorbrechend, während an geteilten Blättern auch in den Basalteilen solche zum Vorschein kamen (etwa nur 5 mm lang). Am Schluß des Versuchs weisen geteilte Blätter eine höhere Produktion auf (134, 592, 392 gegenüber 113, 318, 266), was im Durchschnitt auch von den apikalen Vierteln im Gegensatz zu den basalen gesagt werden kann (Tab. 15).

Tabelle 15.

Blätter	ganz				geviertelt							
Versuchspflanzen	Blätter		Triebe		Blatthälften				Triebe			
					basal		apikal		bas.	apik.	bas.	apik.
	Trock.-gew.	%	Trock.-gew.	Produkt.	Trock.-gew.	%	Trock.-gew.	%	Trockengew.		Produktion	
1	0,49	5,45	0,06	122	0,26	7,92	0,26	6,93	0,04	0,03	154	115
2	0,22	4,34	0,07	318	0,10	5,29	0,09	4,71	0,04	0,07	400	777
3	0,30	5,16	0,08	266	0,16	6,34	0,12	5,00	0,06	0,05	375	416

In der zu gleicher Zeit vorgenommenen Trockenkultur waren die Blattspreiten am 23. Okt. bereits stark verwelkt und die Marginalknospen 0,8 mm lang. Am 2. Nov. maßen die an der Spitze der ganzen Blätter am stärksten entwickelten Knospen 2—4 mm, während sie an geteilten Blättern nur bis 2 mm lang waren. Zum Schluß des Versuchs (27. Nov.) wurden auch ganze Blätter vor der Bestimmung des Frisch- bzw. Trockengewichts in zwei Hälften quergeteilt. Zu dieser Zeit bereits stark verwelkte ganze Blätter trugen Marginalknospen von etwa 3 mm Länge (Wurzeln 6—7 mm lang), während an den fast völlig vertrockneten Blattvierteln die Knospen etwa nur 1,5 mm lang waren; diese fielen bei leisester Berührung leicht ab (Tab. 16).

Tabelle 16.

Blätter	halbiert								geviertelt							
Versuchspflanzen	Blätter				Triebe				Blätter				Triebe			
	bas.		ap.		bas.	ap.	bas.	ap.	bas.		ap.		bas.	ap.	bas.	ap.
	Trock. gew.	%	Trock.-gew.	%	Trockengewicht		Produktion		Trock.-gew.	%	Trock.-gew.	%	Trockengewicht		Produktion	
1, 2	0,26	12,21	0,22	17,72	0,08	0,15	307	682	0,36	63,16	0,30	66,67	0,018	0,015	500	500
3	0,16	13,63	0,10	22,72	0,078	0,13	487	1300	0,17	56,66	0,11	61,11	0,04	0,053	235	481

Daß ganze Blätter bei einer solchen Trockenkultur viel weniger Wasser verlieren als die geviertelten, geht auch aus dem Vergleich perzentueller Trockengewichte hervor. Durch die offenen Schnittflächen geben die geteilten Blätter ungefähr dreimal so viel Wasser ab als die ganzen. Diese Verluste sind in beiden Fällen höher in der apikalen Blattregion. Regelmäßig zeigt sich, daß die Produktion an den apikalen Blatteilen größer ist als an den basalen. Durch die Teilung wird dieser Unterschied mitunter verwischt. Besonders gilt dies von den in Tab. 14 zusammen betrachteten Exemplaren, die entgegen der für die Trockenkultur sonst geltenden Regel aus geteilten Blättern mehr produziert haben als aus intakten. Vergleichsweise soll hier noch ein anderer Versuch (2. Okt. bis 18. Nov.) angeführt werden, in dem es sich jedoch nur um die Halbierung eines der beiden Gegenblätter handelte (Tab. 17).

In anderen Versuchen verringerte sich die Produktion in der Trockenkultur durch Teilung der Blätter sogar noch mehr. Wurde z. B. je ein Blatt intakt belassen, das andere längshalbiert, so zeigte sich bei den ersteren eine relative Produktion von 1024 (Trockensubstanz der Blätter 0,21, die der Triebe 0,215), während sie bei den letzteren

Tabelle 17.

Blätter	ganz	halbiert	
		basal	apikal
Blätter-Trockengewicht	0,2	0,14	0,125
Triebe-Trockengewicht	0,28	0,1	0,11
Produktion	1400	714	880

182 (0,33, 0,06) betrug. Durch Vierteilung eines Blattes wurde die relative Produktion auf 32 (Trockengewicht der Blätter 0,47, Trockengewicht der Triebe 0,015) im Vergleich zu 1328 der intakten Blätter (0,29, 0,385) herabgesetzt. Auch von der Richtung der Schnitte scheint die relative Produktion abzuhängen: an querhalbierten Blättern war sie in den apikalen Hälften 428 (0,14, 0,06), in den basalen 733 (0,15, 0,11), an längshalbierten 227 (0,33, 0,075).

Eine ähnliche Abweichung von der für die Feuchtkultur weitgehend geltenden Regel, daß die Produktion durch Blatteilung erhöht wird, wurde auch in den Dunkelkulturen hervorgerufen. Bei Ausschluß der Assimilation zeigt sich die Produktion überhaupt stark herabgesetzt, denn sie betrug in einem Versuche gegenüber 532 bei belichteten Blättern (0,43, 0,23) nur 60 bei verdunkelten Gegenblättern (0,5, 0,03).

In Dunkelkultur trat an ganzen Blättern eine Produktion von 48, an entzweigeteilten eine solche von 35 auf. Wie eine weitergehende Teilung sich auswirkt, belehrt ein Versuch, der parallel in Licht und in Dunkel durchgeführt wurde, und zwar in der Weise, daß ein Blatt querhalbiert, das andere geviertelt wurde (Tab. 18).

Tabelle 18.

Kultur	Licht-				Dunkel-			
Blätter	halbiert		geviertelt		halbiert		geviertelt	
	basal	apikal	basal	apikal	basal	apikal	basal	apikal
Blätter-Trockengewicht	0,43	0.34	0,56		0,38	0,45	0,52	
Triebe-Trockengewicht	0,18	0,19	0,16		0,008	0,02	0,006	
Produktion	418	559	286		21	44	11	

Aus der Tabelle ist zu ersehen, daß die übliche Produktionsdifferenz zwischen den apikalen und basalen Hälften auch im Dunkel beibehalten wird und sogar noch größer ist als am Licht. Allerdings waren in diesem Falle die Kulturbedingungen einem stärkeren Hervortreten der Produktion an geviertelten Blättern im Gegensatz zu den halbierten auch am Licht nicht günstig.

Versuch 9. In einer weiteren Reihe von Versuchen wurden Blätter durch Schnitte in eine noch größere Anzahl bzw. verschiedene Formen zerlegt. Es wurde z. B. je ein Blatt durch drei parallele von einander gleichweit abstehende Querschnitte zerteilt (Versuchsdauer 2. Okt. bis 8. Nov.). Wie aus der Tab. 19 zu ersehen, ist die Gesamtproduktion des geteilten Blattes größer. Das übliche Überwiegen der Produktion der apikalen Hälften gegenüber der der basalen tritt sowohl in den ganzen, erst vor der Trockengewichtsbestimmung zerschnittenen Blättern als auch in den je zu einer apikalen und einer basalen Hälfte vereinigten Vierteln der zu Versuchsbeginn geteilten Blätter hervor (Tab. 19).

Tabelle 19.

Blätter	intakt		geteilt	
Blattregion	basal	apikal	basal	apikal
Blätter-Trockengewicht	0,773	0,585	0,755	0,49
Triebe-Trockengewicht	0,185	0,32	0,225	0,306
Produktion	239	547	290	625
Gesamtproduktion	372		427	

In einem Parallelversuch wurden die Blätter dreigeteilt, je eines der Quere, das andere der Länge nach. Das Versuchsergebnis von drei Serien gibt die Tab. 20 an.

Tabelle 20.

Blätter	quergeteilt			längsgeteilt		
Abschnitte	basal	medial	apikal	linker	mittlerer	rechter
Blätter-Trockengewicht	0,19	0,16	0,115	0,11	0,205	0,08
Triebe-Trockengewicht	0,05	0,065	0,065	0,07	0,075	0,04
Produktion	263	406	565	636	366	500
Andere Versuchsserien	250	428	445	308	195	583
	333	484	645	708	156	474

An den quergeteilten Blättern sieht man ganz regelmäßig die größte Produktion an den apikalen, die kleinste an den basalen Dritteln. An längsgeteilten Blättern tritt im Mittelteil, obgleich er die sonst am stärksten heranwachsenden Spitzenknospen trägt, die kleinste Produktion hervor. Die weit größere Produktion der Seitenlappen ist zweifelsohne auf die größere Anzahl von Sproßanlagen zurückzuführen.

Schließlich wurden in einem Versuche beide Gegenblätter längshalbiert. Während an einem Blatt die eine Hälfte intakt belassen, die

andere noch querhalbiert wurde, wurde die eine Hälfte des anderen Blattes ebenfalls in Hälften, die andere durch Querschnitte in Viertel zerteilt (Fig. 1*a*). Das aus Tab. 21 zu entnehmende Resultat dieses

Tabelle 21.

Blattpartie		1	2	3	4	5	6	7	8
Blätter	Frischgewicht .	2,38	4.3	2,5	4,02	2,03	3,62	2,55	4,58
	Trockengewicht	0,122	0,222	0,13	0,195	0,12	0,198	0,125	0,228
Triebe	Frischgewicht .	0,105	0,035	0,085	0,09	0,13	0,055	0,102	0,105
	Produktion ...	861	158	654	461	1084	278	816	460

Versuches bestätigt die hier bereits des öfteren festgestellten Regelmäßigkeiten. Vor allem fällt hier ganz deutlich die Korrelation zwischen den oberen und unteren Randknospen an den vorher nicht weiter ge-

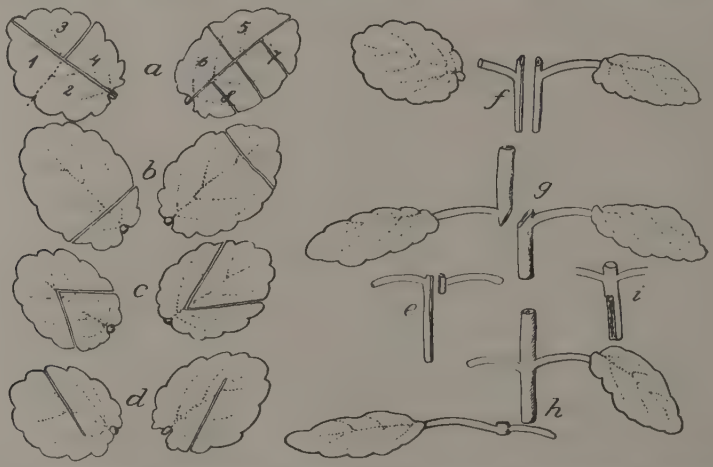


Fig. 1. Schematische Darstellung einiger im Text näher behandelten Operationen.

teilten Blatthälften ins Auge. In den Gegenblättern tritt infolge der noch weiteren Teilung schon eine gewisse Herabminderung der relativen Produktion hervor.

Eine wie weitgehende Teilung die Erzielung des Meistertrages begünstigt, hängt von den Versuchsbedingungen ab, zu deren Präzisierung noch weitgehendere Untersuchungen im Hinblick auf Licht-, Feuchtigkeits-, Temperatur- und andere Verhältnisse, sowie auf die inneren Zustände der Versuchsobjekte selbst (Alter usw.) erforderlich wären. Erst durch solche vorherigen Feststellungen ließen sich Fälle

erklären, in denen die Teilung vielmehr zu einer Abnahme der Produktion führt. Oft verursacht bereits eine Viertelteilung eine Produktionsabnahme, während die Halbierung zum Höchstertrag bei demselben Material führt, z. B. betrug bei ganzen Blättern die Produktion 615, bei halbierten 1219, weiters bei halbierten Blättern eines möglichst vergleichbaren Materials 597, bei den geviertelten Gegenblättern 550. Unter denselben Versuchsbedingungen zeigten ganze Blätter eine Produktion von 262, die in acht Teile zerlegten Gegenblätter 209; in einer anderen Versuchsserie wies diese Abnahme noch größere Werte auf (281, 173) (Versuchsdauer vom 2. Okt. bis 8. Nov.).

Versuch 10. — In zwei Versuchsserien wurde der Einfluß einer weitgehenden Teilung mit dem der Blattregion in der Weise kombiniert, daß von je einem Blatt ein kleines Basal-, von dem anderen ein kleines Apikalstück gesondert neben dem übriggebliebenen größeren Spreitenteil kultiviert wurde (Fig. 1 *b*). Besonders in der ersten Versuchsserie sind die Produktionsdifferenzen sehr fein abgestuft. Die Maximalproduktion fällt dem kleinen Apikalstück, die Minimalproduktion dem kleinen Basalstück zu. Zwischen ihnen liegen die Produktionswerte der großen Abschnitte, von denen der apikale begreiflicherweise mehr produziert (Tab. 22).

Tabelle 22.

Blattpartie		klein basal	groß apikal	groß basal	klein apikal
Blätter	Frischgewicht	11,18	20,6	21,51	6,85
	Trockengewicht ..	0,51	0,9	1,01	0,3
Triebe	Trockengewicht ..	0,16	0,415	0,4	0,195
	Produktion	314	461	396	650
Eine andere Serie-Produktion		307	572	362	579

Auf dieselbe Art operierte, jedoch im Dunkel kultivierte Blätter, hatten im kleinen apikalen Abschnitt eine Produktion von 588, im kleinen basalen von 60, im großen apikalen von 295 und schließlich im großen basalen von 40.

Versuch 11. — Auf die Bedeutung der Knospenanlagen weist ein Versuch hin, in dem Blätter durch zwei schräg, entweder vom oberen oder vom unteren Rand, geführte Einschnitte in zwei ungleiche Teile zerlegt wurden (Fig. 1 *c*). Die Anzahl der Knospen auf den beiden Stücken verhält sich etwa wie 1 : 4. An den mit einer größeren Anzahl von Randknospen versehenen Stücken ist die Produktion bedeutend höher als sie sonst auf die betreffende Blattregion entfallen würde.

Besonders gut läßt sich dies aus einem Vergleich der relativen Produktion an der apikalen und basalen Partie, der je nach der Richtung der Schnitte abweichende Werte bietet, ersehen. In beiden Serien übertrifft die Produktion der Triebe an der apikalen, länger berandeten Partie die des basalen keilförmigen Ausschnittes mehr als zweimal (2. 18, 2. 23). Dagegen ist an den Vergleichsblättern mit entgegengesetzter Schnittführung der Quotient der relativen Produktionen gleich 1,23 bzw. 1,15 (näheres in Tab. 23).

Tabelle 23.

Blattpartie		klein basal	groß apikal	groß basal	klein apikal
Blätter	Frischgewicht....	8,48	9,73	13,7	6,92
	Trockengewicht..	0,408	0,465	0,62	0,3
Triebe	Trockengewicht..	0,125	0,31	0,22	0,137
	Produktion.....	306	667	355	457
Eine andere Serie-Produktion		327	725	545	629

Im Anschluß an die Teilungsversuche, in denen die Korrelationen zwischen den einzelnen Teilen vollständig aufgehoben wurden, mögen hier einige Versuche beschrieben werden, in denen es bloß auf eine partielle Unterbrechung der Kontinuität im Blatte ankam.

Versuch 12. — An einem von den beiden Gegenblättern wurde am 2. Okt. ein kurzer Quereinschnitt, etwa in der Mitte des Blattes, geführt, durch den die Mittelrippe unterbrochen wurde. Am 8. Nov. wurden die in Tab. 24 angegebenen Werte festgestellt.

Tabelle 24.

Blätter		mit Quereinschnitt		intakt	
Region		basal	apikal	basal	apikal
Blätter	Frischgewicht....	6,48	4,47	7,25	5,52
	Trockengewicht..	0,38	0,28	0,4	0,295
Triebe	Trockengewicht..	0,165	0,19	0,11	0,17
	Produktion.....	434	679	275	576
Totalproduktion		538		403	

Durch diesen Einschnitt wurde zwar das Produktionsübergewicht der apikalen Partie nicht aufgehoben, doch ist das Verhältnis der Produktionen in dem eingeschnittenen Blatt niedriger (1,5), während es im ganzen, ebenfalls erst vor der Trocknung in zwei Hälften zerlegten Blatt, dank der durch den Einschnitt nicht unterbrochenen Korrelation

beider Teile, deutlich höher ist (2,1). Eine weitere interessante Folge des Einschnittes ist eine erhebliche Steigerung der Gesamtproduktion des Blattes (538 im Vergleich zu der Gesamtproduktion der intakten Blätter 403), so daß der Erfolg des Einschnittes beinahe dem einer vollständigen Trennung der Teile nahekommt.

Versuch 13. — Eine eigenartige Abstufung der Produktion, die von der Unterbrechung der korrelativen Verbindung zwischen den verschiedenen Randanlagen und Blattregionen herrührt, wurde beobachtet, wenn Blätter bloß von einer Seite her schräg eingeschnitten wurden und daher die Teile bis zur Bestimmung des Trockengewichts durch schmale Streifen — entweder oben oder unten — miteinander verbunden blieben (Fig. 1 *d*). Am Schluß des (2. Okt. bis 8. Nov. andauernden) Versuchs wurden die Trockengewichte in den beiden Lappen aller in gleicher Weise eingeschnittenen Blätter nach ihrem völligen Durchschneiden festgestellt (Tab. 25).

Tabelle 25.

Einschnitt		von oben		von unten	
Blattpartie		basal	apikal	basal	apikal
Blätter	Frischgewicht....	20,84	14,02	20,99	13,81
	Trockengewicht..	0,88	0,535	0,9	0,54
Triebe	Trockengewicht..	0,35	0,405	0,39	0,295
	Produktion	398	757	433	546
Gesamtproduktion		534		476	

Obwohl die Größe der Teile, sowie ihre Knospenanzahl, annähernd gleich war, wurde trotz der organischen Verbindung der einzelnen Abschnitte die Produktion in dem Sinne beeinflußt, daß sie in der oberen Partie des von oben her angeschnittenen Blattes 1,9 mal, dagegen in dem von unten angeschnittenen nur etwa 1,2 mal diejenige des unteren Blattlappens überragte. Damit steht auch im Zusammenhang, daß die Gesamtproduktion des von oben angeschnittenen Blattes höher ausfällt als die des von unten angeschnittenen.

Versuch 14. — Mehrmals wurden Versuche wiederholt, in denen an einem von beiden Gegenblättern die Knospenanlagen exstirpiert wurden. Durch Verhinderung der normalen Neubildung der blattbürtigen Triebe steigt das perzentuelle Trockengewicht der Blätter, und zwar auch in den Fällen, wo kleine Knospen, die ohne Verletzung der Blätter nicht rechtzeitig amputiert werden konnten, etwas heranwuchsen.

Während in Blättern mit belassenen Knospen das perzentuelle Trockengewicht in der Basis überwiegt, stellt sich nach der Exstirpation ein umgekehrtes Verhältnis ein (Tab. 26).

Tabelle 26.

Knospen		belassen		exstirpiert	
Blattregion		basal	apikal	basal	apikal
Blätter	Frischgewicht	15,73	12,27	16,01	12,26
	Trockengewicht ..	0,88	0,645	1,15	0,96
	% Trockengewicht	5,59	5,26	5,70	7,83
		4,36	4,23	5,78	6,29
Dasselbe in anderen Serien		5,48		7,20	
		5,12		7,81	

Wahrscheinlich geht in beiden Fällen die Stoffbewegung der Spitze des Blattes zuvor, aber in dem Blatt mit den gerade an der Spitze heranwachsenden Knospen werden die Assimilate zum Wachstum verbraucht, während es in knospenlosen Blättern zu deren Stauung kommt.

Versuch 15. — An isolierten Blättern wurde nur ein Teil der Randknospen entfernt, und zwar an einem Blatt von jedem Knoten an der apikalen, an dem anderen an der basalen Randhälfte.

Das Ergebnis dieses Versuches führt Tab. 27 vor (Versuchsdauer 2. Okt. bis 8. Nov.).

Tabelle 27.

Knospen belassen		unten		oben	
Blattregion		basal	apikal	basal	apikal
Blätter	Frischgewicht	9,69	8,52	10,01	8,77
	Trockengewicht ..	0,5	0,39	0,49	0,405
	% Trockengewicht	5,16	4,58	4,89	4,62
Triebe	Trockengewicht ..	0,17	—	—	0,26
	Produktion	191		290	
Eine andere Serie-Produktion		377		390	

An Blättern mit am oberen Rand belassenen Knospen ist die relative Produktion in beiden Versuchsserien größer als an den Gegenblättern, die bloß am basalen Rand austreiben konnten. Auf den Unterschied des perzentuellen Trockengewichtes in den beiden Hälften derart operierter Blätter hat dies keinen bemerkbaren regelmäßigen Einfluß.

II. Versuche mit isolierten Achsenstücken.

Das Material zu den in diesem Abschnitte beschriebenen Versuchen lieferte die der Blätter beraubte Achse, welche für gewöhnlich

durch dicht oberhalb der Knoten geführte Querschnitte geteilt wurde. Die so gewonnenen Achsenstücke bestehen hauptsächlich aus unteren Internodien, sie tragen jedoch oben noch den zugehörigen Knoten samt den Anlagen der Achseltriebe. Auch die Blattstiele wurden belassen, damit die Achselknospen durch ihre vorzeitige Abtrennung nicht verletzt würden.

An diesen Achsenstücken wurde wie bei den Blättern die Abhängigkeit der relativen Produktion sowohl von der Ursprungsregion am Mutterstengel als auch von der Länge der an ihnen belassenen Internodien geprüft.

Versuch 16. — Am 10. Okt. wurden die isolierten Achsenstücke in der gleichen Reihenfolge, wie sie den Mutterstengel zusammensetzten, mit den Basalende des unteren Internodiums in feuchtem Sand eingesetzt. Achsenstücke von anderen, vergleichbaren Pflanzen wurden zum Zweck der Kultur ohne Wasserzufuhr auf ein Holzbrett horizontal gelegt. Besonders in der Trockenkultur fielen die belassenen Blattstiele bald ab. Am 1. Nov. waren die Axillartriebe bereits 4 mm lang, Nach Abschluß des Versuchs (12. Nov.) wurden die isolierten Achsenstücke in der Ursprungsregion entsprechende Gruppen eingeteilt. Die größte Länge in der Feuchtkultur wiesen die an apikalen und medianen Sproßstücken heranwachsenden Achseltriebe auf. Internodien maßen bis 4 mm, Blätter bis 9 mm (Tab. 28).

Tabelle 28.

Ursprungsregion	Internodien			Achseltriebe			
	Frischgewicht	Trockengewicht	% Trockengewicht	Frischgewicht	Trockengewicht	% Trockengewicht	Produktion
basal ...	7,27	0,94	12,93	0,47	0,03	6,38	32
medial ..	12,53	1,01	8,07	1,12	0,06	5,36	59
apikal ..	8,92	0,47	5,27	1,63	0,08	4,91	170

Auffallend ist die Abnahme des perzentuellen Trockengewichtes, die sich von den basalen zu den apikalen Sproßstücken bemerken läßt. Zum größten Teil muß man diesen Unterschied auf den ungleichen Gehalt an mechanischem Gewebe zurückführen, das in den untersten Internodien am stärksten entwickelt ist. Dieses mechanische Gewebe hat allerdings an der Produktion keinen Anteil, und man begeht eigentlich einen Fehler, wenn man die relative Produktion in derselben einfachen Art wie bei den Blättern berechnet. Sie weist von der Basis der Mutterpflanze zur Spitze zunehmende Werte auf, denn

apikale Achsenstücke produzieren in diesem Fall mehr als fünfmal so viel. Es ist also die Analogie zu der diesbezüglichen Erscheinung an den Blättern sehr naheliegend.

Die gleichzeitig isolierten, aber ohne Wasserzufuhr gehaltenen Achsenstücke wurden in ähnlicher Weise am 14. Nov. auf das Trockengewicht der Internodien und der Achseltriebe geprüft. Die Entwicklung dieser letzteren war jedoch viel unbedeutender, an den basalen Sproßstücken war sie sogar unterdrückt (Tab. 29).

Tabelle 29.

Ursprungsregion	Internodien			Achseltriebe			
	Frischgewicht	Trockengewicht	% Trockengewicht	Frischgewicht	Trockengewicht	% Trockengewicht	Produktion
basal ...	0,87	0,77	88,50	0	0	0	0
medial ..	3,96	0,78	19,70	0,22	0,03	13,63	38
apikal ..	3,50	0,32	9,14	0,58	0,05	8,62	156

Während die relative Produktion an den basalen Achsenstücken fast gleich Null und an mittleren auch noch nicht groß war, wies sie an den apikalen einen weit bedeutenderen Wert auf. Zweifelsohne hängt dies mit der sehr weitgehenden Austrocknung besonders der untersten Internodien zusammen, wie aus den perzentuellen Trockengewichten erhellt.

Versuch 17. — Am 11. Okt. wurden einknotige Achsenstücke median halbiert und je eine Hälfte der Sproßstücke von zwei Exemplaren in feuchten Sand eingesetzt, die anderen Hälften in den Trockenschrank gelegt, nachdem deren Frischgewicht mit folgenden Zahlen für die je nach der Ursprungsregion gruppierten Stückhälften bestimmt worden war: basale 5,54, mediane 4,85, apikale 4,24. Die Trockengewichte ergaben folgende Werte: 0,89, 0,60, 0,31, woraus folgende perzentuelle Trockengewichte hervorgehen: 16,07, 12,37, 7,31 %. Am 1. Nov. waren an den basalen Achsenstücken Axillartriebe von einer Länge von 1—2 mm, an den mittleren solche von 2—3 mm, an den apikalen solche von 3 mm sichtbar. Das Ergebnis des am 9. Nov. beendeten Versuches zeigt die Tab. 30.

Tabelle 30.

Ursprungsregion	Internodien				Achseltriebe	
	Frischgewicht		Trockengewicht	%Trock.-gewicht	Trockengewicht	Produktion
	11. X.	9. XI.				
basal	5,39	4,44	0,79	17,79	0,005	6
medial	4,57	4,34	0,51	11,75	0,01	19
apikal	4,28	4,35	0,27	6,21	0,03	110

Gleichzeitig wurde je eine Hälfte isolierter Achsenstücke zur Entwicklung ohne Wasserzufuhr der Luft ausgesetzt, in der entgegengesetzten Hälfte wurde gleich das Trockengewicht bestimmt (ursprüngliches Frischgewicht: basale 7,13, mediane 7,00, apikale 3,30, Trockengewichte 1,02, 0,68, 0,22, hiervon perzentuelle Trockengewichte 14,31, 9,71, 6,67 %). (Tab. 31.)

Tabelle 31.

Ursprungsregion	Internodien				
	Frischgewicht		Trockengewicht	% Trockengewicht	
	11. X.	9. XI.		nach 11. X.	nach 9. XI.
basal	7,07	1,16	1,03	14,57	88,79
medial	7,33	0,78	0,69	9,41	88,46
apikal	3,43	0,26	0,23	6,71	88,46

Man kann von einer Produktion in diesem Falle kaum sprechen, da sich die Knospen überhaupt nicht vergrößerten. Hieraus läßt sich schließen, daß die Axillare in ihrem Wachstum auf die unmittelbare Wasserzufuhr entweder aus dem Kulturmedium oder auch aus den Stützblättern angewiesen sind.

Versuch 18. — Um den Einfluß der Internodienlänge auf das Wachstum der Achseltriebe zu prüfen, wurden am 26. Okt. Achsenstücke von vier Pflanzen median halbiert und das untere Internodium an der einen Hälfte bis auf 10 mm verkürzt, an der anderen Hälfte dagegen in der ursprünglichen Länge von 3—5 cm belassen (Fig. 1 *e*). In einem ebenfalls an vier Pflanzen angestellten Parallelversuch wurde eine Achselknospe in Verbindung mit einem kleinen Block der anliegenden Sproßgewebe isoliert, während die gegenüberliegende mit dem ganzen unteren Internodium in Verbindung blieb. Am 4. Nov. maßen in dem zuerst erwähnten Versuch die Knospen am längeren Internodiumabschnitt bis 2 mm, am kürzeren nur etwa 1 mm. Die mit dem ganzen Internodium verbundenen Knospen waren bis 4 mm lang, die mit dem kleinen Gewebestück in Verbindung stehenden nur 3 mm. An mit kleineren Internodienstücken verbundenen Achseltrieben war bis zum 23. Nov. kein weiterer Zuwachs zu bemerken. Viele von diesen kleinen Gewebestücken faulten ab und an den übriggebliebenen neun konnte keine Produktion konstatiert werden, da ihr Trockengewicht zu gering war. Hierüber belehrt Tab. 32.

Tabelle 32.

Internodienstücke	Trockengewicht Internodien	Triebe		
		Frischgewicht	Trockengewicht	Produktion
groß	0,22	0,1	0,007	32
klein	0,075	0	0	0

Tabelle 33.

Internodienstücke	Trockengewicht Internodien	Triebe		
		Frischgewicht	Trockengewicht	Produktion
groß	0,65	0,20	0,01	15
klein	0,23	0,045	0,002	8

Einen besseren Vergleich gestatten die mit Internodien von ungleicher Länge verbundenen Knospen, deren relative Produktion deutlich von der Länge des belassenen Internodiumstückes direkt abhängt (Tab. 33).

Versuch 19. — Weiter wurde die Abhängigkeit der relativen Produktion der Achsenstücke von ihrer je nach der Ursprungsregion differierenden inneren Qualität an acht Exemplaren geprüft, von denen jedes in drei Abschnitte mit gleicher Knotenanzahl zerlegt wurde. In anderen drei Exemplaren wurde gleich am Anfang des Versuchs (11. Nov.) das Trockengewicht bestimmt (bas. 11,77, med. 8,44, apik. 6,28%). An den in feuchten Sand eingesteckten Stengelstücken ließ sich eine ungleiche Schärfe der Polarität wahrnehmen. An den apikalen Stücken ließ sich Knospenwachstum nur am obersten Knoten wahrnehmen, während basale und mediane Sproßteile aus allen Knoten austrieben. Diese ungleiche Polarität blieb bis zum Ende des Versuchs (9. Dez.) ausgeprägt. Die Axillartriebe maßen an basalen Stücken bis 3 mm, an mittleren und apikalen bis 20 mm (Tab. 34).

Tabelle 34.

Ursprungsregion	Internodien				Triebe	
	Frischgewicht		Trockengewicht	% Trockengewicht	Trockengewicht	Produktion
	11. X.	9. XII.				
basal	12,40	8,86	1,22	13,77	0,02	16
medial	17,45	14,08	1,20	8,52	0,05	42
apikal	12,19	11,25	0,69	6,13	0,05	72

Die Gesamtproduktion dieser isolierten Sproßstücke nimmt von der Basis zur Spitze der Mutterpflanze erheblich zu.

Versuch 20. — Am 27. Okt. wurden der Blätter beraubte Stengel durch Querschnitte auf folgende Weise geteilt: Serie 1 in eine basale und apikale Hälfte, in Serie 2 wurde außerdem noch die apikale Hälfte in einknotige Stücke zerlegt, während die basale ganz belassen wurde, in Serie 3 wurde hingegen bloß die basale Sproßhälfte zerteilt. Am

23. Nov. waren die Triebe an den basalen Stengelhälften etwa 2 mm, an den apikalen 1 mm, an den isolierten Knoten hingegen kleiner. Das Ergebnis der Versuchsserie 1 ist für zwei Pflanzen je gesondert in der Tab. 35 wiedergegeben. Das Verhalten der anderen vier Pflanzen der Serie 2 und 3 erhellt aus der Tab. 36, und zwar für je zwei Pflanzen einer Serie zusammengenommen.

Tabelle 35.

Exemplare		1, 2		3, 4	
Sproßhälfte		basal	apikal	basal	apikal
Trockengewicht	Internodien	1,52	0,635	1,44	0,597
	Triebe	0,008	0,01	0,017	0,012
Produktion		5	16	12	20

Tabelle 36.

Geteilt		Apikale Partie		Basale Partie	
Sproßhälfte		basal	apikal	basal	apikal
Trockengewicht	Internodien	0,88	0,32	0,304	0,375
	Triebe	0,006	0,007	0,002	0,002
Produktion		7	22	6,6	5,3

Trotz schlechter Kulturbedingungen, welchen zufolge die Produktion gering war, tritt auch in diesem Versuche klar zutage, wie die relative Produktion durch Teilung, sowie durch ungleiche Qualität der Sproßstücke beeinflußt wird, es zeigt z. B. sogar die weiter zerteilte basale Hälfte eine höhere Produktion als die ungeteilte apikale.

III. Versuche mit beblätterten Sproßstücken.

In folgenden Versuchen wurden die komplizierten Beziehungen zwischen Marginal- und Axillartrieben untersucht, und zwar im Hinblick auf ihre Abhängigkeit von den belassenen Blatt- bzw. Internodienteilen. Anhangsweise wurde auch die Einwirkung des Vorhandenseins eines Blattstieles auf die Randknospenproduktion in Betracht gezogen. Obwohl auch den Internodien eine große Rolle bei der Entwicklung der Achseltriebe zukommt, wurde auch in diesem Abschnitt die relative Produktion nur aus den Blättern berechnet.

Versuch 21. — Am 12. Okt. wurden drei Pflanzen durch etwa 5 mm oberhalb jedes Knotens geführte Querschnitte in Teile zerlegt, die median halbiert wurden (Fig. 1*f*). An beiden Hälften wurden die Achselknospen exstirpiert, an der einen außerdem das Stützblatt isoliert und auf feuchten Sand gelegt. Die beiden Sproßstücke wurden in den Sand eingesetzt. Die Exstirpation der Achselknospe mußte am 23. Okt. wiederholt werden, weil aus den vorher übersehenen Resten neue bis zu einer Länge von 7 mm herangewachsen waren. Die Marginalknospen an den mit den Internodien verbundenen Blättern blieben im Wachstum zurück, ausgenommen die eines Blattes, welche eine Länge von 0,5 mm erreichten. Etwa 6 mm lange Achseltriebe mußten neuerlich am 1. Nov. entfernt werden. Von mit Internodien verbundenen Blättern haben nur zwei 2—2,5 mm lange Marginalknospen entwickelt, während diese an isolierten Blättern bis 4 mm maßen. In zwei Versuchsexemplaren entnommenen zwölf Blattpaaren wurde am Ende des Versuchs (14. Nov.) das Trockengewicht bestimmt (Tab. 37). Die Blätter der dritten Pflanze wurden auf Zuckergehalt geprüft (Tab. 38).

Tabelle 37.

Exemplar	Seite, wo Blätter	Blatthälfte	Blätter			Triebe				Internodien		
			Frisch-gew.	Trock.-gew.	% Trock.-gew.	Frisch-gew.	Trock.-gew.	% Trock.-gew.	Produktion	Frisch-gew.	Trock.-gew.	% Trock.-gew.
1.	belassen	bas.	14	0,66	4,71	0	0		0	10,36	0,99	9,56
		ap.	9,54	0,44	4,61	0	0		0			
	amputiert	bas.	14,39	0,67	4,66	0,99	0,12	12,12	179	7,02	0,62	8,83
		ap.	10,61	0,46	4,34	2,89	0,37	12,80	804			
2.	belassen	bas.	10,79	0,50	4,63	0,04	0,008	20,00	16	7,60	0,89	11,70
		ap.	7,65	0,34	4,45	0,02	0,007	35,00	20			
	amputiert	bas.	11,03	0,53	4,80	1,55	0,09	5,80	170	5,37	0,64	11,91
		ap.	7,07	0,31	4,38	2,89	0,02	6,92	645			

Tabelle 38.

Blätter	am Achsenstück		isoliert	
Region	basal	apikal	basal	apikal
Frischgewicht	13,67	9,69	18,69	10,79
Zuckergehalt.	4,26	1,60	4,74	2,82

Aus Tab. 38 folgt, daß die relative Produktion in der apikalen Blatthälfte einen höheren Wert erreicht als in der basalen, was sowohl in bezug auf isolierte als auch auf die mit Internodien verbundene

Blätter gilt. Allerdings wird durch das Belassen des Internodiums die relative Produktion erheblich herabgesetzt, worauf vielleicht das immer neue Hervortreiben der Achselknospen, die nur von Zeit zu Zeit entfernt werden konnten, Einfluß hatte. Von Interesse ist die Feststellung, daß in den isolierten Blättern apikale Hälften, in den mit Internodien verbundenen basale Hälften ein niedrigeres perzentuelles Trockengewicht aufweisen. Der Zuckergehalt erreicht in der Basis, gleichgültig ob es sich um isolierte oder um mit Sproßstück verbundene Blätter handelt, regelmäßig einen höheren Wert und ist im ganzen in den isolierten Blättern deutlich größer. Das perzentuelle Trockengewicht isolierter und mit Blättern verbundener Sproßstücke weicht nicht viel voneinander ab, so daß der Eindruck entsteht, als ob es sich doch nicht um eine so beträchtliche Aufspeicherung der Blattprodukte in den Internodien handle, wie dies Loeb als Erklärung für die Verminderung der relativen Produktion in einem solchen Falle annimmt.

Versuch 22. — Am 12. Okt. wurden drei Pflanzen in Blattpaare zerlegt, von denen je ein Blatt isoliert und neben die in feuchten Sand eingesteckten Sproßstücke gelegt wurde. Am 23. Okt. maßen die Axillartriebe 2—4 mm, nur an 3—5 untersten Knoten fehlten sie noch überhaupt, da an basalen Sproßstücken die Entwicklung der Achselknospen regelmäßig gehemmt erscheint. An isolierten Blättern maßen Marginalknospen bis 1 mm, an mit dem Sproßstück verbundenen waren überhaupt keine sichtbar; letzteres galt auch für die obersten, wahrscheinlich noch nicht völlig ausgewachsenen, obzwar isolierten Blätter. Am 12. Nov. zeigten sich ebenfalls noch keine Marginalknospen an mit Internodien verbundenen Blättern, dagegen waren die Axillarknospen besonders an mittleren und apikalen Sproßstücken bis 6 mm lang (Anzahl der Internodien 3, Länge der Blättchen bis zu 10 mm). Auch an Basalsproßstücken waren sie bis zu einer Länge von 2 mm entwickelt. An isolierten Blättern wiesen besonders die größten oberen Randknospen eine Internodienlänge von 1,5 mm und eine Blattlänge von 2 mm auf; die obersten isolierten Blätter waren hiervon noch frei. Der Versuch wurde am 16. Nov. abgeschlossen (Axillartriebe der basalen Sproßstücke 3 mm, der apikalen 30 mm, Marginalknospen an der Spitze der isolierten Blätter 15 mm, an der Basis 5 mm, ihre Wurzeln waren 15 mm lang). Das Trockengewicht wurde gesondert im apikalen und basalen Teil der vorher intakten Blätter bestimmt (Tab. 39).

Tabelle 39a. Blätter am Achsenstück.

Versuchsexemplar		1			2		
		Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	% Trocken-gewicht	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	% Trocken-gewicht
Blattpartie	basal	8,30	0,37	4,46	6,75	0,29	4,30
	apikal	5,77	0,26	4,51	5,47	0,23	4,21
Achsenpartie, wo Blatt	amputiert	4,87	0,47	9,63	3,27	0,33	10,09
	belassen	7,23	0,59	8,16	4,73	0,40	8,46
Achseltrieb des — Blattes	amputierten	1,87	0,09	4,81	0,77	0,04	5,19
	belassenen	0,40	0,02	5,00	0,13	0,007	5,38
Produktion der Achseltriebe		174			90		

Tabelle 39b. Blätter isoliert.

Versuchsexemplar		1			2		
		Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	% Trock.-gewicht	Frisch-gewicht	Trocken-gewicht	% Trock.-gewicht
Blattpartie	basal	9,42	0,44	4,67	7,73	0,37	4,79
	apikal	7,13	0,32	4,49	5,85	0,27	4,62
Marginal-triebe	basal		0,03			0,01	
	apikal		0,10			0,06	
Produktion (bzw. Gesamtprod.)	basal		68	171		27	110
	apikal		312			222	

Aus den Tabellen folgt wieder, daß die perzentuelle Trockensubstanz im Apikalteil der mit Internodien verbundenen Blätter bzw. im Basalteil der isolierten Blätter höheren Wert als in den entgegengesetzten Hälften erreicht. Von den beiden durch Längshalbierung erhaltenen Internodiumhälften weist die mit dem belassenen Blatt ein größeres perzentuelles Trockengewicht auf, und es sind, wie hieraus ersichtlich, die Blattprodukte größtenteils in den anliegenden Sproßpartien abgelagert. Auch das perzentuelle Trockengewicht der beiden miteinander konkurrierenden Achseltriebe ist ungleich, da der in der Achsel des belassenen Blattes befindliche und hierdurch in seiner Entwicklung gehemmte ein größeres aufweist.

Bezieht man die relative Produktion der Axillartriebe nur auf die Masse der Stützblätter, so erhält man entweder einen gleichen oder niedrigeren Wert der Produktion (bei der einen Pflanze betrug dieser 174, bei der anderen 90) als bei den isolierten Gegenblättern, bei welchen es sich jedoch um Marginalknospen handelt (171 bzw. 110).

Bei der dritten Pflanze wurde die Bestimmung des Zuckergehaltes in den basalen Blatthälften vorgenommen, während in den Achseltrieben und Internodienhälften nur das Trockengewicht bestimmt wurde (Tab. 40).

Tabelle 40.

Seite, wo Blatt		amputiert	belassen
Blätter	Frischgewicht	8,24	7,57
	Zuckergehalt	6,53	7,55
Internodien	Frischgewicht	4,60	7,78
	Trockengewicht	0,45	0,65
	% Trockengewicht	9,78	8,35
Achseltriebe	Frischgewicht	1,57	0,14
	Trockengewicht	0,09	0,01
	% Trockengewicht	5,73	7,14

Aus diesen Versuchen ergibt sich, daß isolierte Blätter regelmäßig ein höheres Trockengewicht aufweisen als mit dem Internodium verbundene. Darüber belehren auch die in Tab. 41 wiedergegebenen Resultate von weiteren Versuchsserien.

Tabelle 41.

Blätter		am Achsenstück	isoliert
Blätter	Frischgewicht	18,07	19,56
	Trockengewicht	0,815	0,94
	% Trockengewicht	4,51	4,81
Internodien	Frischgewicht	15	—
	Trockengewicht	1,43	—
Triebe	Trockengewicht	0,14	0,285
	Produktion	172	303
Andere Versuchsserien-Produktion		264	402
		344	346
		162	162

Versuch 23. — In diesem zu dem vorhergehenden parallelen Versuch wurden die Stützblätter quer halbiert, so daß mit dem Internodiumstück nur die basale Hälfte des einen Blattes in Verbindung blieb. Bei einer am 2. Nov. vorgenommenen Messung maßen Axillare in der Achsel des amputierten Blattes etwa 2 mm, Marginale an den isolierten Blättern 2—4 mm, am Tage der Trockengewichtsbestimmung

(16. Nov.) waren noch keine Marginalknospen an den mit Internodien verbundenen Blatteilen sichtbar, während sie an den isolierten 5—9 mm maßen. Die Achseltriebe der amputierten Blätter waren bis 23 mm, die der belassenen bis 12 mm lang. Das Ergebnis dieses Versuches ist für jede Pflanze einzeln aus der Tab. 42 zu ersehen.

Tabelle 42.

Versuchspflanze			1		2	
Blätter			mit Achse	isoliert	mit Achse	isoliert
Blattpartie	basal	Trockengew. in g	0,22	0,22	0,36	0,40
		Trockengew. in %	3,83	3,67	4,43	6,05
	apikal	Trockengew. in g	0,15	0,16	0,25	0,26
		Trockengew. in %	3,47	3,60	4,49	4,38
Internodienhälften		Trockengew. in g	0,24	0,21	0,47	0,43
		Trockengew. in %	7,12	7,39	8,66	10,00
Triebe beim — Blatt (bzw. Marginale)	amputierten (bas. Marg.)	Trockengew. in g	0,035	0,05	0,08	0,11
		Trockengew. in %	5,22	—	5,00	—
	belassenen (ap. Marg.)	Trockengew. in g	0,01	0,09	0,008	0,14
		Trockengew. in %	5,89	—	7,00	—
	Produktion		204	227	244	275

Wie im vorhergehenden Versuch ist auch hier die relative Produktion der Achseltriebe niedriger als die der Marginaltriebe. Hingegen ist das perzentuelle Trockengewicht auf der Seite des amputierten Blattes höher als auf der des belassenen.

Diese Feuchtkultur wurde mit einer Trockenkultur ähnlich operierter Pflanzen verglichen. Am 23. Okt. waren im Gegensatz zu der Feuchtkultur auch an mit den Internodien verbundenen Blättern vereinzelte Marginalknospen bemerkbar. Axillarknospen maßen bereits 3—5 mm, Marginalknospen an den isolierten Blättern etwa 0,5 mm. Diese Blätter sahen grüner und turgeszenter aus als die mit den Internodien verbundenen. Was hingegen die Axillare betrifft, war sehr oft der in der Achsel des belassenen Blattes liegende stärker entwickelt als der gegenüberliegende. Diese Abweichung von dem Verhalten ähnlich operierter Stücke in der Feuchtkultur hatte besonders für die basalen Sproßpartien Geltung. Am Ende des Versuches (16. Nov.) erreichten die Achseltriebe der amputierten Blätter eine Länge bis 4 mm, die der belassenen bis 8 mm (Tab. 43).

Tabelle 43.

Versuchspflanze			1,2		3	
Blätter			mit Achse	isoliert	mit Achse	isoliert
Blattpartie	basal	Trockengew. in g	0,42	0,49	0,37	0,45
		Trockengew. in %	20,58	12,07	17,71	10,23
	apikal	Trockengew. in g	0,33	0,29	0,30	0,30
		Trockengew. in %	19,88	17,68	17,14	13,82
Internodienhälften		Trockengew. in g	0,81	0,73	0,96	0,90
		Trockengew. in %	14,31	15,80	12,83	14,56
Achseltriebe beim — Blatt	amputierten	Trockengew. in g	0,12	—	0,13	—
		Trockengew. in %	10,09	—	10,26	—
	belassenen	Trockengew. in g	0,05	—	0,11	—
		Trockengew. in %	7,94	—	8,40	—
Marginaltriebe	basal	Trockengew. in g	0,03	0,12	0,01	0,16
		Trockengew. in %	37,50	8,70	16,67	8,19
	apikal	Trockengew. in g	0,04	0,25	0,02	0,30
		Trockengew. in %	16,68	8,55	9,99	8,13
Gesamtproduktion			320	475	403	614

Zunächst fällt eine größere perzentuelle Trockensubstanz in der basalen Partie des mit dem Sproßstück verbundenen Blattes auf, in welcher Beziehung diese Blätter von den isolierten Blättern der Trockenkultur sowie von den in der Feuchtkultur befindlichen abweichen. Von den beiden Internodialhälften hat die mit dem belassenen Blatt ein größeres Trockengewicht, wie dies in der Feuchtkultur der Fall ist. Die perzentuellen Trockengewichte der Achseltriebe wiesen dagegen ein umgekehrtes Verhältnis auf. Daraus ließe sich auf den vollständigen Verlust der hemmenden Wirkung des Blattes bei der Trockenkultur schließen. Bei gleichzeitiger Entwicklung der Marginal- sowie der Achselknospen erscheint die relative Produktion, wenn man sie nur auf die Blätter bezieht, erheblich gesteigert und nähert sich den von den Marginaltrieben an isolierten Blättern erreichten Werten. Die Internodien scheinen aber doch einen, obwohl nur geringfügigen hemmenden Einfluß auf das Knospenwachstum auszuüben.

Versuch 24. — Um die Abhängigkeit der relativen Produktion von der Kultur in feuchtem Raum im Gegensatz zu der im Trockenen zu prüfen, wurden am 15. Okt. sechs Pflanzen in isolierte Blattpaare zerlegt, an denen abwechselnd beide Blätter oder nur ein Blatt belassen

und unter vergleichbaren Bedingungen gehalten wurde. Auf dieselbe Art und Weise wurden 5 Exemplare in feuchtem Sande gehalten. Am 23. Okt. fanden sich in der Trockenkultur schon etwas herangewachsene Achselknospen vor, die besonders in der Achsel des amputierten Blattes bis 2 mm maßen. Die Marginalknospen der isolierten Blätter waren 0,5—1 mm lang, während sie an mit Internodien verbundenen Blättern nur ganz vereinzelt zu beobachten waren. Am 2. Nov. maßen die Achseltriebe 2—3 mm (ihre Blätter 6—10 mm), die blattbürtigen Knospen der isolierten Blätter maßen bis 4 mm, die der an den Sproßstücken befindlichen, nur ganz vereinzelt entwickelten kaum 2 mm. Am Ende des Versuchs (30. Nov.) wurden isolierte Sproßstücke aller sechs Exemplare je nach ihrer Ursprungsregion in basale, mediane und apikale vereinigt, und zwar derart, daß zwei- und einblätterige je für sich betrachtet wurden. Vor Einbringung in den Trockenschrank wurden die Internodien median halbiert. Tab. 44 weist die Ergebnisse der Trockengewichtsbestimmungen in den zweiblätterigen, Tab. 45 deren Ergebnisse in den einblätterigen auf. In dieser Tabelle finden sich auch noch die von den isolierten Blättern gewonnenen Ergebnisse. Durch die erst nach Abschluß des Versuchs vorgenommene Trennung beider Seiten der isolierten Sproßstücke kommen Wachstumsverhältnisse zum Vorschein, die allerdings kein Licht auf die ursprünglichen Korrelationen an diesen Versuchsobjekten zu werfen imstande sind. Das richtige Bild gewinnt man wieder erst, wenn man die einzelnen zueinandergehörigen Werte auf die Totalproduktion überrechnet. Aus den Tabellen folgt, daß sowohl in den Blättern als auch in den Sproßstücken das perzentuelle Trockengewicht von der Basis zur Spitze des Muttersprosses abnimmt. Dagegen ist in den Marginaltrieben eher eine wenn auch unbedeutende Erhöhung zu beobachten. Der geringeren Entwicklung der Triebe an apikalen Sproßteilen entsprechend, nimmt auch die relative Produktion an isolierten Teilen apikalwärts ab, was in gleicherweise für Axillar- wie auch für Marginaltriebe gilt.

Ein abweichendes Verhalten zeigen jedoch Sproßstücke, an denen bloß ein Blatt belassen wurde; während an ihnen die relative Produktion besonders in der basalen und mittleren Region sehr niedrig ausfiel, wiesen apikale eine relativ größere Produktion auf. Doch stehen diese Werte den an isolierten Blättern beobachteten weit nach. Eine starke Hemmung ist in dieser Beziehung an den mit beiden Blättern versehenen Sproßstücken zu bemerken, wo die Produktion bedeutender als an den einblätterigen ausfällt, so daß man einer größeren Blattmasse eher eine Schutzwirkung gegenüber den Hemmungseinflüssen der

Tabelle 44.

Seite	Blätter				Internodienhälften				Marginaltriebe				Axillartriebe				Gesamtproduktion der Marginale und Axillare
	1		2		1		2		1		2		1		2		
Sproßregion	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	
basal ...	0,67	31,60	0,66	27,67	1,03	21,57	1,07	21,66	0,17	9,60	0,17	8,85	0,30	9,84	0,19	9,50	624
medial ..	0,74	16,44	0,77	17,00	1,05	12,54	0,87	12,54	0,06	9,68	0,08	9,01	0,34	7,22	0,36	7,63	556
apikal ..	0,68	15,67	0,70	14,29	0,73	8,88	0,69	8,94	—	—	—	—	0,32	8,18	0,19	8,05	369

Tabelle 45.

Blätter	mit dem Achsenstück verbunden													isoliert				
Sproßregion	Blätter		Internodienhälften am — Blatt				Marginaltriebe		Axillartriebe des — Blattes				Gesamtproduktion der Marginale und Axillare	Blätter		Marginaltriebe		
			amputierten		belassenen				amputierten		belassenen							
	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%		Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Produktion
basal	0,80	28,17	1,00	28,25	1,02	28,98	0,10	9,80	0,13	12,6	0,04	9,76	337	0,71	31,37	0,72	9,34	1014
medial	1,18	13,29	0,88	12,14	0,87	12,31	—	—	0,32	10,4	0,04	7,41	305	1,04	12,03	0,69	9,35	663
apikal	0,84	14,00	0,55	8,49	0,49	9,32	—	—	0,22	8,66	0,08	9,41	357	0,64	12,35	0,37	9,41	578

Internodien bei der Trockenkultur zuschreiben könnte. Hierbei fällt an den mit Internodien und heranwachsenden Axillartrieben verbundenen Blättern eine relativ bedeutende Entwicklung der Marginalknospen auf. Dies kann allerdings nur an den basalen, höchstens noch an den mittleren Blättern beobachtet werden. Auch in dieser Beziehung sind die zweiblätterigen Sproßstücke gegenüber den einblätterigen im Vorzug.

An den in ähnlicher Weise operierten und in Feuchtkultur gehaltenen Sproßstücken von fünf Exemplaren wurden folgende Wachstumsverhältnisse festgestellt: Am 24. Okt. waren die Achseltriebe etwa bis 3 mm lang und Marginalknospen bloß an abgetrennten Blättern sichtbar, während solche an den mit Sproßstücken verbundenen am 3. Nov. noch nicht zu bemerken waren. Die Marginaltriebe der isolierten Blätter maßen zu dieser Zeit bis 3 mm, die Axillartriebe bis 10 mm. Am Schlusse des Versuchs wurde auch das Längenverhältnis der beiden miteinander konkurrierenden Triebe an Sproßstücken mit einem Stützblatt in Betracht gezogen. Auffallend ist nämlich, daß der in der Achsel des belassenen Blattes stehende Trieb an den basalen Sproßstücken viel stärker gehemmt wird als an den apikalen, wie aus den an zwei Exemplaren vorgenommenen Messungen hervorgeht (Tab. 46).

Tabelle 46.

Exemplare	Achseltrieb des — Blattes	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
1	amputierten .	30	35	50	65	47	70	50	50			
	belassenen ..	0	10	0	22	20	42	30	75			
2	amputierten .	30	30	40	25	29	50	28	70	35	60	34
	belassenen ..	2	2	2	15	5	48	16	22	5	72	17

Die Ergebnisse der Trockengewichtsbestimmungen für zweiblätterige Sproßstücke sind aus Tab. 47, die für einblätterige aus Tab. 48 zu entnehmen.

Im Gegensatz zu dem schwankenden perzentuellen Trockengewicht der Blätter nimmt das der Achsenstücke von der Basis zur Spitze des Mutterstengels regelmäßig ab. Es ist auf der Seite des belassenen Blattes immer niedriger als auf der des amputierten.

Versuch 25. — In einigen anderen Versuchsserien wurde die Einwirkung der Blatt- bzw. Internodienmasse auf die relative Produktion noch deutlicher abgestuft, indem am Knoten entweder beide Blätter oder nur eins belassen wurde, weitere Blätter völlig isoliert und entweder ganz ge-

Tabelle 47.

Seite	Blätter				Internodienhälften				Marginaltriebe				Axillartriebe				Gesamtproduktion der Marginale und Axillare
	1		2		1		2		1		2		1		2		
Sproßregion	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	
basal ...	0,68	4,68	0,71	4,65	0,72	12,24	0,74	12,29	0,01	—	—	—	0,08	5,03	0,025	5,32	83
medial ..	0,76	4,76	0,73	4,68	0,68	9,33	0,61	9,52	—	—	—	—	0,13	5,10	0,1	5,38	154
apikal ..	0,66	4,58	0,65	4,76	0,52	8,04	0,52	7,83	—	—	—	—	0,14	6,19	0,09	5,77	175

Tabelle 48.

Blätter	mit dem Achsenstück verbunden													isoliert				
Sproßregion	Blätter		Internodienhälften am — Blatt				Marginaltriebe		Axillartriebe des — Blattes				Gesamtproduktion der Marginale und Axillare	Blätter		Marginaltriebe		
			amputierten		belassenen				amputierten		belassenen							
	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%		Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Produktion
basal	0,75	4,83	0,68	12,77	0,69	11,37	—	—	0,09	6,0	0,007	6,3	129	0,80	4,41	0,11	—	137
medial	0,59	4,51	0,42	9,17	0,43	8,74	—	—	0,06	5,77	0,009	5,29	117	0,68	4,71	0,1	—	147
apikal	0,46	4,55	0,25	6,70	0,30	6,15	—	—	0,06	5,26	0,02	5,0	173	0,57	4,58	0,1	—	175

lassen oder halbiert oder schließlich geviertelt wurden. Es wurden folgende relative Produktionen festgestellt 865 (Marg. 855, Axill. 10), 1377 (Marg. 1111, Axill. 266), 1258, 339, 137. Mit Ausnahme der zweiblätterigen Sproßstücke, an denen die Triebproduktion im Gegensatz zu den einblätterigen merklich herabgesetzt erscheint, läßt sich bei allen anderen Objekten eine Abnahme der Produktion bei einer weitgehenden Teilung bemerken.

Die Trockenkultur fördert überhaupt die Einwirkung der Randknospen, die bei Belassung der Internodien regelmäßig höher ausfällt als an isolierten Blättern. Eine Versuchsserie ergab an isolierten Blättern eine Produktion der Marginale von 944, während Blätter in Verbindung mit dem Sproßstück eine solche von 1149 neben einer von Axillaren von 157 aufwiesen.

Dagegen erscheint die Produktion bei der Wasserzufuhr durch die Internodien mehr oder weniger herabgesetzt, wie besonders auch aus vergleichenden Versuchen mit destilliertem Wasser und Knopscher Nährlösung von gewöhnlicher und zehnfacher Konzentration (Versuchsdauer 20. Dez. bis 23. Jan.) hervorgeht. Die relative Produktion der isolierten Blätter war in dest. Wasser 305, in Knopscher Nährlösung 216, in zehnfacher Lösung 390, die der mit Sproßstücken verbundenen Blätter 251 (Axillarproduktion in dest. Wasser neben einer solchen der Marginale von 5), 216 (in Knopscher Lösung ausschließlich Axillarproduktion) und 93 (in zehnmal stärkerer Knopscher Lösung trat nur Marginalproduktion auf).

Versuch 26. — Zur Kontrolle der relativen Produktion gegenüberliegender Blätter, ihrer Achselknospen und anliegender Internodienhälften wurden am 16. Okt. zwei Exemplare in Abschnitte mit je einem Blattpaar zerlegt, welche median halbiert wurden. Am 25. Okt. maßen die Axillare an apikalen Sproßabschnitten bis 3 mm, an basalen nur etwa 0,5, am 3. Nov. maßen die ersteren bis 8, die letzteren bis 4 mm. Marginale wurden nur in zwei Fällen beobachtet. Am Ende des Versuchs (30. Nov.) waren die Achseltriebe apikaler Abschnitte 19 mm, mittlerer 10, basaler 3 mm lang. Die Trockengewichte sind aus Tab. 49 zu ersehen.

Zwischen den beiden Seiten sind nicht unerhebliche Unterschiede festzustellen. Mit einem größeren perzentuellen Trockengewicht des Blattes stimmt auch ein solches im Achseltrieb und im anliegenden Internodienteil überein. Auf die relative Produktion scheint dies keine Einwirkung zu haben. Die Unterschiede zwischen solchen Blättern, die gewöhnlich für sehr vergleichbar gehalten werden, können nach diesen

Tabelle 49.

Versuchs-exemplar	Seite	Blätter		Internodien		Achseltriebe		Produktion berechnet auf		Marg.-triebe
		Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Blätter	Internodien	Trock.-gewicht
1	1	0,73	5,01	0,53	9,22	0,104	4,30	1424	1962	0,01
	2	0,715	5,51	0,53	9,85	0,13	4,73	1818	2453	
2	1	0,48	5,44	0,57	9,76	0,047	5,40	979	821	0,01
	2	0,54	4,45	0,49	9,41	0,09	4,95	1667	1836	

Ergebnissen bis über 40% betragen. Man muß sich hüten, solche Unterschiede im Falle von Operationen usw. als Folge einer ungleichseitigen Behandlung der beiden Gegenblätter ohne weiteres anzusehen.

Versuch 27. — Isolierte, median halbierte Blattpaare von zwei Exemplaren dienten zur Feststellung der Bedeutung der unmittelbaren Verbindung des Blattes mit dem Sproßstück durch den Mittelnerv, der an einem der beiden Blätter durch einen Querschnitt unterbrochen wurde (16. Okt.). Am 26. Okt. traten an diesen Blättern mit Ausnahme der drei basalsten Blattpaare Marginalknospen bis zu einer Länge von 1 mm auf, während sie an den intakten Gegenblättern nur in zwei Fällen bemerkbar waren. Am 3. Nov. maßen die Marginale der verletzten Blätter 2—4 mm, die an den intakten Blättern nur in drei Fällen entwickelten 1—3 mm, Axillare waren dagegen am Sproßstück mit intakten Blättern besser entwickelt als an dem mit den verletzten (5 mm gegenüber 2 mm). Am Ende des Versuchs, am 6. Dez., wurden die Sproßstücke in zwei Gruppen eingeteilt: eine mit ganz einwandfreien Gegenblättern (Tab. 50), die andere mit vertrockneten Blattstielen, aber noch gesunden Spreiten- und Internodienstücken (Tab. 51).

Tabelle 50.

Blatt	Blatthälften				Internodien	Achseltriebe	Marg.-triebe	Gesamtproduktion
	basal		apikal					
	Trockengewicht in g	Trockengewicht in %	Trockengewicht in g	Trockengewicht in %	Trockengewichte			
intakt.....	0,22	4,29	0,19	4,61	0,38	0,125	0,10	548
eingeschn...	0,21	3,75	0,18	3,99	0,32	0,09	0,12	538

In der apikalen Blattpartie ist, wie gewöhnlich, ein größeres perzentuelles Trockengewicht zu verzeichnen. Ein solches weisen auch intakte Blätter im Gegensatz zu den eingeschnittenen auf. Auch die

Tabelle 51.

Blatt	Blätter	Internodien	Achseltriebe	Randtriebe	Gesamtprodukt.
	Trockengewichte in g				
intakt ...	0,40	0,345	0,14	0	350
eingeschn.	0,39	0,34	0,08	0,08	410

relative Produktion der intakten Blätter ist, obwohl nur sehr unbedeutend, größer als die der eingeschnittenen, was mit einem stärkeren Wachstum der Achselknospen zusammenhängt. Weiter wird durch die Unterbrechung des direkten Anschlusses des Blattes an den Knoten das Wachstumsverhältnis der Axillar- und Marginalknospen umgekehrt. An Sproßstücken mit intakten Blättern überwiegen der Regel nach die Axillartriebe, an solchen mit eingeschnittenen die blattbürtigen Triebe.

Versuch 28. — In einem Parallelversuch wurde bloß in einem der beiden an dem Sproßstück belassenen Blätter ein Quereinschnitt durch die Basis des Mittelnervs geführt. Dadurch wurde die Entwicklung der Marginalknospen an den verletzten Blättern gefördert, gleichzeitig wuchsen auch Axillare bis zu einer Länge von 1—4 mm heran am 26. Okt.). Für die Stellung des größeren der beiden miteinander konkurrierenden Achseltriebe ist diese Operation ohne Belang (Tab. 52).

Tabelle 52.

Achseltrieb des — Blattes	1	2	3	4	5	6	7	8	9
intakten	32	31	30	32	19	30	1	35	60
eingeschnittenen ..	27	21	35	28	30	20	41	55	70

Da die basalen Sproßstücke diese Verletzung nicht ertrugen und bei Abschluß des Versuchs ausgeschlossen werden mußten, erscheinen in Tab. 53, aus der das Ergebnis des Versuchs ersichtlich ist, keine Werte für Marginalknospen (Tab. 53).

Tabelle 53.

Blätter	Blätter		Achseltriebe	Internodien	Produktion
	Trockengewicht in g	Trockengewicht in %	Trockengewichte		
intakt.....	0.28	3,84	0.07	2,25	250
eingeschn...	0,23	3,88	0,13	2,22	565

Im ganzen ist die relative Produktion auf der Seite des eingeschnittenen Blattes größer, was deutlich darauf hinweist, daß durch den Einschnitt die hemmende Wirkung des Blattes herabgesetzt wird.

Derselbe Versuch wurde mit gleichem Ergebnis mehrfach wiederholt und es ergaben sich z. B. in drei Versuchsserien folgende Produktionswerte: 245—330, 516—549, 471—587, je auf der Seite des intakten bzw. des eingeschnittenen Blattes.

Versuch 29. — Von isolierten Blattpaaren wurde ein Stützblatt und beide Achselknospen entfernt (2. Jan.). Es kam in diesem Falle bloß auf die Produktion der Marginalknospen an, die in dem mit dem Sproßstück verbundenen Blatte stark herabgesetzt schien (Tab. 54) (Abschluß des Versuchs 15. Febr.).

Tabelle 54.

Blatt	am Achsenstück				isoliert			
	Blätter		Triebe		Blätter		Triebe	
Blattregion	Trockengewicht in g	Trockengewicht in %	Trockengewicht	Produktion	Trockengewicht in g	Trockengewicht in %	Trockengewicht	Produktion
basal	0,39	5,03	0,145	196	0,34	4,55	0,22	328
apikal	0,35	4,64			0,33	4,80		

Versuch 30. — An isolierten, median halbierten Blattpaaren wurde an der einen Hälfte die Achselknospe exstirpiert. Es handelte sich hierbei um einen langandauernden Versuch (5. Febr. bis 28. März), in dem die belassenen Achseltriebe eine Länge von 115 mm erreichten und bis zu 11 Paaren von 10×8 mm großen Blättern aufwiesen. Durch das belassene Internodium erscheint die Entwicklung der Marginalknospen trotz Exstirpation der Achselknospe erheblich behindert. An Sproßstücken mit Achseltrieb überwiegt das perzentuelle Trockengewicht in der oberen Region des Blattes, während an solchen ohne Achseltrieb das Übergewicht in der Basis erscheint, wie dies auch bei isolierten Blättern der Fall ist (Tab. 55).

Tabelle 55.

Achselknospe	exstirpiert					belassen				
	Blätter		Internodien	Triebe		Blätter		Internodien	Triebe	
Blattregion	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Produktion	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Produktion
basal	0,36	3,77	0,66	0,15	216	0,28	3,86	0,56	0,37	685
apikal ...	0,335	3,71				0,26	4,05			

Versuch 31. — In diesem Versuche wurde das Verhältnis zwischen dem Wachstum der Axillare und Marginale in bezug auf die Einwirkung von Licht bzw. Dunkel geprüft. Eine von beiden Hälften der isolierten Blattpaare wurde im Licht, die andere im Finstern gehalten. Der Versuch ergibt, daß die Produktion der Marginaltriebe im Licht 6 mal, im Dunkel nur 2 mal größer ist als die der Axillartriebe (Tab. 56). Daß in diesem Versuche die Produktion der Marginalknospen trotz der gleichzeitigen Entwicklung der Axillare in beiden Kulturbedingungen überwiegt, hängt mit einer geringeren Feuchtigkeit des Sandes zusammen, die auch ein schwaches Abtrocknen der Internodien bewirkte (Versuchsdauer 2. Okt. bis 8. Nov.).

Tabelle 56.

Kultur im	Blätter	Internodien	Achseltriebe		Randtriebe	
	Trockengewicht in g		Trockengewicht	Produktion	Trockengewicht	Produktion
Licht ...	0,935	1,36	0,03	32	0,17	182
Dunkel .	0,615	1,6	0,005	8	0,01	16

Versuch 32. — Weiter scheint das Verhältnis zwischen der Produktion der Marginal- und der der Axillartriebe auch von der mineralischen Ernährung abhängig zu sein. Die eine Hälfte der isolierten Blattpaare wurde in Knopscher Nährlösung, die andere Hälfte in destilliertem Wasser kultiviert. Wie aus Tab. 57 ersichtlich, steigert die Wasserkultur einseitig die Produktion der Axillartriebe, was besonders aus dem Vergleich mit dem vorherigen Versuch erhellt. Im destillierten Wasser ist dieses Übergewicht der Axillare noch größer als in der Knopschen Nährlösung.

Tabelle 57.

Kultur in		Knopscher Lösung		Destilliertes Wasser	
Produktion von		Marginalen	Axillaren	Marginalen	Axillaren
Versuchsserie	1	9,6	141	5,6	180
	2	5,6	133	2,9	182
	3	2,3	101	2,7	115

Eine weitere Reihe von Versuchen bezweckt, den Einfluß der Internodienlänge auf die relative Produktion und die Wechselbeziehungen zwischen den Marginal- und Axillartrieben quantitativ zu bestimmen.

Versuch 33. — Drei Pflanzen wurden auf die Art in einknotige Sproßstücke zerlegt, daß diese abwechselnd sehr kurze und sehr lange Internodienstücke enthielten. Unter Auslassung je eines Knotens wurden dicht unter- und oberhalb des nächsten Knotens Querschnitte geführt und von jedem dieser Sproßstücke ein Stützblatt isoliert (Fig. 1 *h*). An diesen isolierten Blättern waren bereits am 24. Okt. Marginalknospen sichtbar, aber auch drei basale Blätter, die mit sehr kurzen Sproßstücken verbunden waren, wiesen solche auf. An mit langen Internodien versehenen Blättern waren noch am 2. Nov. keine Marginale zu bemerken, hingegen erreichten hier die Achselanlagen die höchste Entwicklung. Zu Ende des Versuchs am 1. Dez. zeigten sich zwischen den kurz- und langgliedrigen Sproßstücken auffallende Wachstumsdifferenzen (Fig. 2). An Sproßstücken mit ganz kurzen Internodienstummeln überwog die Entwicklung der Marginalknospen weitaus diejenige der Axillare. Jene maßen am apikalen Blattrande bis 15 mm, am basalen bis 2 mm, die daraus hervorgehenden Wurzeln bis 15 mm. Die Längen der beiden miteinander konkurrierenden Achseltriebe erhellen aus Tab. 58; die Ausnahmefälle, d. h. das stärkere Heranwachsen des Triebes in der Achsel des belassenen Blattes, sind wahrscheinlich durch die Unterbrechung der leitenden Verbindung zwischen Stützblatt und gegenüberliegender Achselknospe hervorgerufen.

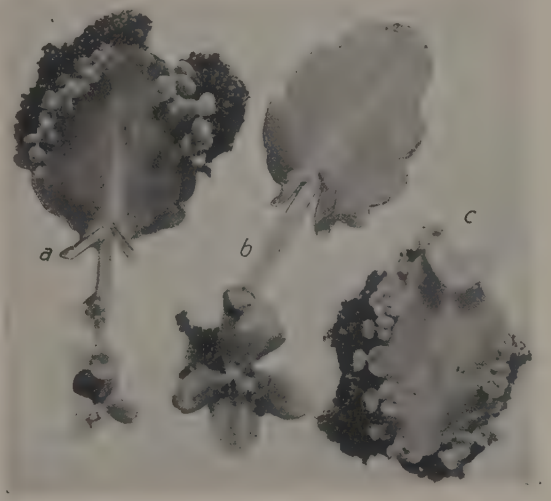


Fig. 2. *a* Ein Blatt in Verbindung mit einem sehr kurzen Achsenstück, kurze Achselknospen und reichlich Marginalknospen austreibend. *b* ein Blatt mit großem Achsenstück, nur Achseltriebe hervorbringend. *c* ein davon isoliertes Blatt mit reichlicher Randknospenentwicklung.

Tabelle 58.

Achseltrieb des — Blattes	Internodienabschnitte										
	kurz	lang	kurz	lang	kurz	lang	kurz	lang	kurz	lang	kurz
amputierten	1	25	10	15	1	20	1	15	17	22	1
belassenen	0	0	2	0	10	0	7	0	0	10	8

Die Ergebnisse der Trockengewichtsbestimmungen sind in Tab. 59 widergegeben.

Tabelle 59.

Blatt	am Achsenstück									isoliert			
	Blätter		Internodien		Axillare			Marginale		Blätter		Marginale	
Internodien	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Produktion	Trock.-gewicht in g	Produktion	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Trock.-gewicht in g	Produktion
kurz	0,92	4,23	0,64	9,52	0,03 0,06	6,14 5,13	98	0,11	119	0,80	4,24	0,46	575
lang	0,75	3,83	1,72	8,09	0.22 0,09	4,85 6,43	413	—	—	1.50	6,77	0,75	500

Den maximalen Wert erreicht die relative Produktion an isolierten Blättern, hingegen ist sie an den mit kurzen Internodien verbundenen Blättern trotz gleichzeitiger Entwicklung der Marginal- und Axillarknospen am kleinsten. Jedoch auch an langgliedrigen Sproßstücken beträgt die relative Produktion der Axillare nur wenig mehr als die Hälfte der relativen Produktion der Marginale an den Gegenblättern.

Diese Produktionsdifferenzen führen zu interessanten allgemeinen Folgerungen in bezug auf die Korrelationsverhältnisse zwischen den Marginal- und den Axillartrieben. Es läßt sich schließen, daß in den Fällen, in denen nur eine Art von Knospen zur Entwicklung gelangt, sich die auf die relative Produktion wirkenden Hemmungseinflüsse am wenigsten fühlbar machen, denn diese erreicht solchenfalls einen höheren Wert als wenn die beiden Knospenarten gleichzeitig auftreten. Dieser Antagonismus zwischen den blatt- und den sproßbürtigen Knospen zeigt sich nach einer weitgehenden Verkürzung der Achse. Hervorzuheben ist noch, daß die Belassung langer Internodien zu einer alleinigen Entwicklung von Achselknospen führt, so daß hier die Randknospenbildung unterdrückt erscheint. Die Hemmungswirkung der Internodien wäre nicht als eine direkte Folge ihrer

Länge aufzufassen, sondern eher darin zu suchen, daß durch die ungleiche Länge der Internodien gewisse Abänderungen in den Korrelationen der verschiedenen Sproßanlagen bewirkt werden. Ein beträchtlicheres perzentuelles Trockengewicht der kurzen Internodien deutet darauf hin, daß die zum Wachstum nicht verbrauchten Assimilate in den Sproßstücken abgelagert werden. Zu ähnlichen Schlußfolgerungen führten auch andere Versuche, in einem Fall war z. B. an kurzgliedrigen Sproßstücken die relative Produktion der Marginale 91, die der Axillare 45, an langgliedrigen 14 bzw. 43, in einem anderen Falle wurden folgende Werte erreicht: 217 bzw. 203, 16 bzw. 262. Es erscheint in diesem Falle die Gesamtproduktion durch die Länge der Internodien herabgesetzt.

Versuch 34. — Nach Isolierung und medianen Halbierung der Blattpaare wurden an einem Blatte die Internodien ganz belassen, an dem anderen sehr stark verkürzt. Die Ergebnisse dieses vom 2. Okt. bis 8. Nov. andauernden Versuches führt Tab. 60 vor.

Tabelle 60.

Versuchsserie	Internodien	Blätter		Internodien	Marginale		Axillare		Gesamtproduktion
		Trockengewicht in g	Trockengewicht in %	Trockengewicht in g	Trockengewicht in g	Produktion	Trockengewicht in g	Produktion	
1	kurz	0,345	3,78	0,13	0,075	217	0,07	203	420
	lang	0,305	3,38	0,57	0,005	16	0,08	262	278
2	kurz	0,275	4,44	0,15	0,1	363	0,03	109	473
	lang	0,27	4,80	0,51	0,005	18	0,11	407	426

Im Einklang mit dem vorhergehenden Versuch wird bei größeren Internodien die relative Produktion der Achseltriebe erheblich gesteigert, sie übertrifft die der Marginaltriebe rund 16mal. An Sproßstücken mit kurzen Internodien halten sich diese Produktionswerte annähernd das Gleichgewicht.

In einem Parallelversuch, in dem das Trockengewicht der auf einer Seite belassenen Internodien 3,4mal größer war als das der gegenüberliegenden, zeigte sich in ersteren eine Produktion der Marginale mit 18, die der Axillare mit 407, kurzgliedrige Sproßstücke wiesen eine Marginalproduktion von 364, eine Axillarproduktion von 109 auf. Die Gesamtproduktion der langgliedrigen Sproßstücke war 426, die der kurzgliedrigen 473.

Versuch 35. — Fünf Laubsprosse wurden am 15. Okt. auf die im Versuch 33 beschriebene Weise in einknotige Sproßstücke zerlegt. Von

den kurzgliedrigen wurde ein Stützblatt isoliert, langgliedrige wurden durch einen schräg durch den Knoten geführten Schnitt in zwei Teile mit je einem Blatt und einer Achselknospe zerlegt, deren einer das obere, der andere das untere Internodium enthielt (Fig. 1*g*). Dementsprechend wurde das eine Sproßstück in normaler, das andere in inverser Lage in feuchten Sand eingesetzt. Am 24. Okt. waren Marginalknospen nicht nur an isolierten Blättern, sondern auch an den mit sehr kurzen Internodien verbundenen bis zu einer Länge von 0,5 mm entwickelt. Je nach der Länge und Lage der Internodien war am 2. Nov. auch die Größe der Axillare deutlich abgestuft. An Sproßstücken mit ganz kurzem Knoten maßen die höchsten 2 mm, an solchen mit den langen oberen Internodien 1—3 mm, an den mit den langen unteren Internodien bis 5 mm. Nur an den letzteren waren auch noch am Schlusse des Versuchs (29. Nov.) keine Marginalknospen entwickelt. Die Höchstlängen der Axillare sind aus der Zusammenstellung in Tab. 61, die Trockengewichts- und Produktionswerte aus Tab. 62 zu

Tabelle 61.

Internodien belassen	Sproßstücke		
	basale	mediane	apikale
oben.....	2	2,5	10
unten.....	3	6	20

Tabelle 62.

Exemplare	Internodien belassen	basale Blatthälften		apikale Blatthälften		Internodien		Marginale	Axillare		Axillare: Marginale	Produktion
		Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	%	Trock.-gewicht	Trock.-gewicht	%		
1, 2	oben	0,30	5,22	0,25	5,57	0,42	9,17	0,02	0,05	5,43	2,5	127
	unten	0,29	4,98	0,23	5,71	0,50	9,04	0,002	0,07	6,03	35	138
3—5	oben	0,37	5,32	0,27	5,44	0,62	9,90	0.08	0,09	5,36	1,16	265
	unten	0,35	5,42	0,24	6,45	0,74	9,51	0,004	0,085	4,91	21,2	151

ersehen. Die Höhe der relativen Produktion sowie das Verhältnis zwischen der produzierten Masse der Axillare und Marginale hängt von der Belassung des oberen und unteren Internodiums ab. Im Falle der Belassung des unteren Internodiums wird die relative Produktion, sowie das Verhältnis der Axillare zu den Marginalen größer. Die anderen in der Tabelle angeführten Daten unterstützen das bereits mehrmals Gesagte.

Von Interesse ist der Vergleich mit einem anderen Versuch, in dem beide durch den schrägen Schnitt voneinander getrennten Sproßstücke in feuchten Sand normal eingesetzt wurden. In beiden diesbezüglichen Versuchsserien war die Produktion im Sproßstück mit dem oberen Internodium erheblich größer, und zwar dank dem stärksten Heranwachsen der Marginale (Tab. 63).

Tabelle 63.

Versuchsserie	Internodien belassen	Blätter	Internodien	Marginale		Axillare		Gesamtproduktion
		Trockengewicht	Trockengewicht	Trockengewicht	Produktion	Trockengewicht	Produktion	
1	oben	0,2	0,35	0,06	300	0,025	125	425
	unten	0,225	0,5	0,03	133	0,045	200	333
2	oben	0,385	0,45	0,13	338	0,07	182	520
	unten	0,35	0,68	0,03	86	0,08	228	314

Versuch 36. — Wenn die vorhergehenden Versuche den Einfluß des Internodiums auf die Produktion erwiesen, so lag die Frage nahe, wie sich diesbezüglich die Blattstiele verhalten. In einer Versuchsserie wurde je ein Blatt ganz isoliert, an dem anderen der Blattstiel belassen. Die Blätter mit belassenem Blattstiel wiesen einen geringeren Produktionswert auf, wie aus Tab. 64 ersichtlich ist. Dagegen stellt das prozentuale Trockengewicht in dem des Stieles völlig beraubten Blatte einen höheren Wert vor.

Tabelle 64.

Blatt	Blätter		Triebe		Blattstiele
Stiel	Trockengewicht in g	Trockengewicht in %	Trockengewicht in g	Produktion	Trockengewicht in g
mit	0,665	6,123	0,075	113	0,09
ohne	0,49	6,61	0,09	184	—

In einer weiteren Versuchsserie wurden außer der in der ersterwähnten Serie ausgeführten Operation kleine basale Spreitenteile abgetrennt. An dem gestielten Blattstücke zeigte sich eine Produktion von 189, an dem stiellosen eine solche von 91. Nebenbei sei bemerkt, daß die großen apikalen Stücke zu einer Produktion von 345 führten, falls sie nicht weiter zerschnitten wurden, dagegen wiesen die längshalbierten Gegenstücke eine Produktion von 421 auf. Ähnliche regelmäßige Produktionsdifferenzen zeigten Blätter, welche auf die im Versuch 13 angegebene Weise schräg von oben bzw. von unten ein-

geschnitten wurden. Wie aus Tab. 65 ersichtlich, ist die relative Produktion der mit Stiel versehenen Blätter deutlich niedriger, und es macht sich diese Produktionsabnahme besonders in den basalen Blattlappen bemerkbar.

Tabelle 65.

Versuchsserie	Blatt	basale Blatthälfte	apikale Blatthälfte	Blattstiel	basale Randtriebe		apikale Randtriebe		Gesamtproduktion
	Stiel	Trockengewicht in g		Trockengewicht in g	Trock.-gewicht in g	Produktion	Trock.-gewicht in g	Produktion	
1	mit	0,21	0,2	0,08	0,045	214	0,08	400	305
	ohne	0,19	0,2	—	0,045	237	0,08	400	320
2	mit	0,27	0,24	0,1	0,1	370	0,13	542	451
	ohne	0,255	0,22	—	0,1	392	0,14	636	505

Versuch 37. — Der Einfluß des Internodiums auf die Produktion des Blattes kann auch bei gleichbleibenden Internodien durch Verkleinerung der Blattflächen geprüft werden. Am 15. Febr. wurden isolierte Blattpaare median halbiert und auf einer Seite die Hälfte des Blattes abgeschnitten. Bei der einen Versuchsserie waren die unteren Internodien lang, bei der anderen kurz. Im ersteren Falle wurden folgende Produktionswerte festgestellt: 38 für die Produktion der Marginale und 151 für die der Axillare am Sproßstück mit ganzem Blatt, 22 für die Marginale, 194 für die Axillare des Sproßstückes mit der belassenen Blatthälfte. Die apikale Blatthälfte wies eine Produktion von 161 auf. An den Sproßstücken mit kurzen Internodien waren die Produktionswerte folgende: 167 und 8 bzw. 46 und 31. Sind die Internodien groß, so ist die Produktion der Axillartriebe größer als die der Marginaltriebe, bei

Fig. 3. Isolierte Blattpaare mit kurzen Achselstücken, mit der Spitze eines Blattes ins Wasser eingetaucht. Der Achseltrieb dieses Blattes ist größer.

kleinen Internodien ist das Umgekehrte der Fall. Dabei ist allerdings zu beachten, daß an der basalen Blatthälfte die Produktion der Marginale an sich unbedeutender ist. Auch in anderen Versuchsserien erscheinen diese Verhältnisse konstant eingehalten, obwohl es sich manchmal nur um auf den ersten Blick unbedeutende Unterschiede handelt (Tab. 66 nach einem Versuch vom 20. Febr. bis 28. März). Ausnahmen beobachtet man nur, wenn untere Internodienenden zu verfaulen beginnen, in welchem Falle die Marginalknospen die Oberhand gewinnen.

Tabelle 66.

Blatt	basale Blatthälfte		apikale Blatthälfte		Internodien		Marginaltriebe		Achseltriebe		Gesamtproduktion
	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Trock.-gewicht in g	Trock.-gewicht in %	Trock.-gewicht in g	Produktion	Trock.-gewicht in g	Produktion	
ganz...	0,63	4,52	0,51	4,68	1,18	10,57	0,027	23	0,195	171	194
halbiert	0,61	4,82	0,4	5,10	1,2	10,02	0,01	16	0,09	147	164

Im Anschluß an die vorhergehenden Versuche, in denen es auf die Bedeutung der Internodien für die Produktion ankam, wurden einige Versuche angestellt, um die Wirkung der Internodien näher zu präzisieren.

Versuch 38. — An isolierten Blattpaaren wurden unter einem Blatt am unteren Internodium die äußeren Gewebeschichten bis aufs Holz abgeschabt (Fig. 1 *z*). Hierdurch wurde auf dieser Seite die Produktion sowohl der Marginale wie auch der Axillare gesteigert. Von dem Umstand, wieweit das untere Internodium unterhalb des Blattes mit den äußeren Schichten versehen bleibt, hängt auch das Massenverhältnis der Axillare und Marginale ab. Auf der Seite des unversehrten Internodiums ist die Produktion der Axillare beinahe viermal, auf der Seite des abgeschabten hingegen nur etwas mehr als zweimal so groß als die der Marginale. Auf der Seite des abgeschabten Internodiums war nämlich die Produktion der Marginale 176, die der Axillare 412, auf der intakten Seite 90 bzw. 346.

Versuch 39. — Um den Einfluß des Wasserverlustes aus den Internodien zu prüfen, wurden isolierte, median halbierte Blattpaare in breite Probiergläser derart eingeführt, daß nur die Blattspitzen in Wasser eingetaucht waren, während die Internodien frei in die Luft ragten. Die Schnittflächen einer Internodienhälfte wurden mit einer Schichte von Kakaobutter und Bienenwachs bestrichen. Während diese Schnittflächen lange turgeszent blieben, trockneten die bloßgelegten der

Gegenstücke bald ein. Am 24. Okt. waren die Axillarknospen an beiden Arten von Stücken annähernd gleich (etwa 3 mm lang) entwickelt, Marginalknospen traten nur an Blättern auf, die an Internodien mit freien Schnittflächen saßen. An diesen waren am Schlusse des Versuchs (29. Nov.) die Axillarknospen 3—9 mm lang, an den vor Wasserverlust geschützten 10—14 mm. Die Marginalknospen wiesen, wahrscheinlich infolge des direkten Einflusses des Wassers, die größte Entwicklung nicht an der Spitze, sondern in den mittleren Randkerben auf. Wie aus Tab. 67 ersichtlich, wird durch den stärkeren Wasserverlust der Internodien die relative Produktion der Blätter und gleichzeitig auch das Massenverhältnis zwischen den Axillar- und Marginaltrieben deutlich herabgesetzt.

Tabelle 67.

Schnittflächen	Blätter	Internodien	Marginaltriebe		Achseltriebe		Gesamtproduktion
	Trockengewicht in g	Trockengewicht in g	Trockengewicht in g	Produktion	Trockengewicht in g	Produktion	
offen ...	0,77	0,39	0,15	195	0,13	169	364
bestrichen	0,60	0,57	0,10	167	0,27	450	617

Nicht bedeutend, aber doch deutlich war die Größendifferenz zwischen den Achseltrieben, wenn ein Blatt (in einem Versuch vom 24. Okt.—15. Dez.) mit der Spitze ins Wasser eintauchte, das andere sowie auch das stark verkürzte Achsenstück in der Luft blieben (Fig. 3).

Versuch 40. — Am 13. Okt. wurden zwei Pflanzen in isolierte Blattpaare eingeteilt, die nach medianer Halbierung in die Wasserkultur übertragen wurden, und zwar die eine Hälfte normal mit dem unteren Internodium, die andere nur mit der Blattspitze. Da mehrere Sproßteile im Laufe dieses Versuchs eingingen, mußte von der Trockengewichtsbestimmung abgesehen werden, und es wurden nur Messungen ausgeführt. Am 23. Okt. waren an normal eingesetzten apikalen Sproßstücken Axillare bis 4 mm lang, während Marginale nur am basalen Blatt zum Vorschein kamen. An den mit der Blattspitze ins Wasser eingeführten waren Marginale (bis 0,2 mm lang) an allen Blättern, mit Ausnahme der zwei obersten, entwickelt. Am 29. Okt. maßen Axillare an normal eingesetzten Sproßstücken 9—16 mm, an den anderen nur bis 6 mm und hatten bei diesen bis zum Schluß des Versuchs eine gedrungene Rosettenform. Eine solche wiesen bei den normal eingesetzten nur die an den basalen und mittleren Sproßstücken befindlichen Knospen auf, während an den zwei oberen sich gestreckte, bis

zu 30 mm lange Axillartriebe befanden. Am Ende des Versuchs (28.Nov.) wurden Wachstumsverhältnisse, wie sie aus Fig. 4 ersichtlich sind, für je ein basales, medianes und apikales Blattpaar festgestellt. Alle in der oberen Reihe dargestellten, normal eingesetzten Sproßstücke, mit Ausnahme des basalsten, entwickelten Wurzeln am unteren Ende des

Fig. 4. Median halbierte, isolierte Blattpaare *a* aus der Basis, *b* aus der Mitte, *c* aus der Spitze des Laubsprosses. Die oberen Hälften mit dem basalen Internodiumende, die unteren mit der Spitze des Blattes ins Wasser eingetaucht. *w* Wurzeln am unteren Internodium.

Internodiums. Im Zusammenhang mit der stärksten Entwicklung der Wurzeln an apikalen Sproßstücken ist an diesen auch die Ausbildung der Achseltriebe am beträchtlichsten. An mittleren und basalen Sproßstücken weisen die Achseltriebe Rosettenform auf und treiben aus ihrer Basis einige Wurzeln von einer Länge bis 25 mm. Bei einem Exemplar maßen die Axillartriebe: 14, 13, 12, 13, 11, 28 und 35. Die basalsten

Sproßstücke weichen von den anderen darin ab, daß sie auch reichlich Marginale bis zu einer Länge von 7 mm entwickeln.

Sproßstücke mit dem Internodium in der Luft weisen auch ein je nach der Ursprungsregion abweichendes Verhalten auf. Trotz hierfür günstigen Bedingungen entbehren die zwei obersten Sproßstücke aller Marginalknospen. Auffallend ist hingegen, daß sie Wurzeln nicht nur an der Basis der Triebe, sondern auch an dem unteren Internodium ausbilden, obwohl dieses eine Strecke weit von der Schnittfläche eingetrocknet ist. Auch unter sehr ungünstigen Kulturbedingungen tritt demnach in den oberen Sproßstücken eine starke Tendenz zur Wurzelbildung zutage. Zweifellos steht hiermit die Tatsache im Zusammenhang, daß sich an den apikalen Sproßstücken keine Marginaltriebe entwickeln. Dagegen treten an den mittleren und basalen Sproßstücken reichlich Marginaltriebe auf, wobei die Wurzelbildung am unteren Internodium unterbleibt. Wurzeln bis zu 17 mm Länge brachen nur aus der Basis der Achseltriebe hervor. Die Internodien dieser Triebe waren nur bis 1,5 mm lang, die Blätter bis 10×10 groß. Die geringste Entwicklung der Achseltriebe zeigte sich am basalsten Sproßstück. Aus einem Vergleich dieser beiden einander entsprechenden Seiten der isolierten Blattpaare läßt sich ersehen, daß die regionalen morphotischen Unterschiede durch die abweichenden Kulturbedingungen zwar in ungleichem Grade beeinflußt, aber doch nicht verwischt werden. Die bereits von Goebel (1902) nachgewiesenen ungleichen Wachstumsreaktionen der oberen und unteren Sproßstücke erscheinen an diesen Vergleichsobjekten nur einseitig verschoben.

Injektionsversuche.

Es wurden Versuche mit Injizierung verschiedener Stoffe in Blättern oder Sproßstücken von Bryophyllum crenatum vorgenommen. Hier sollen nur Ergebnisse von Blattinjektionen angeführt werden (vgl. Kakesita 1928). Von den Versuchsobjekten blieb infolge des ungewöhnlich strengen Winters ein geringer Teil erhalten, auf den sich die folgende Tabelle bezieht. Selbstverständlich blieben auch alle Blätter ausgeschlossen, an denen sich deutliche Spuren einer Beschädigung infolge der giftigeren Lösungen zeigten. Nach Abschluß dieser vom 20. Jan. bis 18. März 1929 währenden Versuche wurden auf die gewöhnliche Weise die Trockengewichte der Blätter und der Marginale festgestellt und daraus die relative Produktion berechnet (Tab. 68).

Tabelle 68.

Lösung	Injizierte Blätter		Kontroll-Blätter	
	Trockengewicht in g	Produktion	Trockengewicht in g	Produktion
Destilliertes Wasser	0,55	273	0,54*)	296
	0,567	194	0,59*)	169
	0,54	268	0,515*)	252
Knopsche Nährlösung	0,72	277	0,755	245
	0,76	210	0,7	243
	0,88	170	0,87	217
0,001 n HCl	0,19	184	0,185	162
	0,18	244	0,197	223
0,001 n NaOH	0,47	255	0,46	217
	0,49	245	0,275	258
0,01 mol. Na_2HPO_4	0,52	221	0,498	220
	0,7	157	0,79	164
0,01 mol. $NaNO_3$	0,49	316	0,495	283
	0,46	391	0,48	396
$0{,}1^6$ mol. $CuSO_4$	0,19	157	0,17	176
	0,19	79	0,19	131
0,25 mol. Glukose	0,71	486	0,66	523
	0,64	453	0,67	356
0,25% Diastase	0,715	181	0,645	147
	0,61	355	0,628	254
0,05% Diastase	0,377	339	0,35	371
	0,32	203	0,325	184

Wie die Tabelle zeigt, steht die Höhe der relativen Produktion in keinem regelmäßigen Zusammenhang mit der Beschaffenheit und Quantität der injizierten Stoffe. Nur die 0,25%ige Lösung von Diastase (Maltin Merck) scheint deutlich positiv zu wirken.

Schlußbetrachtungen.

In der Einleitung wurde bereits auf den engen Zusammenhang dieser Arbeit mit den Versuchen J. Loebs hingewiesen. Im weiteren Verlauf der Versuchsbeschreibungen wurden auch einzelne Resultate wiedergegeben. Es bleibt demnach eigentlich nur übrig, die Einzelheiten aus einem gewissen Abstand im Zusammenhang zu betrachten. Aus der von einem für experimentell morphologische Untersuchungen

*) Mit Ausnahme der mit * bezeichneten Kontrollen wurden alle anderen mit destilliertem Wasser injiziert.

so geeigneten Objekte gebotenen Fülle von Erscheinungen wurde in vorliegender Arbeit nur auf die quantitativen Verhältnisse zwischen den regenerierenden Organen und den Regeneraten Bedacht genommen. Durch eine weitgehende Zerlegung der Versuchspflanzen wurden die Untersuchungen möglichst erleichtert. Es bleibt daher die prinzipielle Frage beiseite, welche Faktoren das Austreiben der Anlagen an sich hervorrufen, da nach der Isolierung die Regeneration immer zutage tritt. Es können aber auch aus der Menge der Zuwächse Folgerungen über die entscheidenden morphogenen Faktoren gezogen werden, denn es lassen sich hierbei Tatsachen feststellen, die bei bloßer Beobachtung oder einfacher Abmessuug der Aufmerksamkeit entgehen. Gegenüber diesen Tatsachen erscheinen die so oft über diese Fragen aufgestellten Hypothesen als verfrüht und daher wertlos. Doch läßt sich erwarten, daß durch eingehende, mannigfach variierte Experimente eine Grundlage für eine einigermaßen befriedigende Erklärung der Morphogenese gewonnen werden könnte. Vorläufig kann man wohl annehmen, daß bei der Morphogenese Assimilationsprodukte im weitesten Sinne des Wortes eine hervorragende Rolle spielen, die sich jedoch nicht regellos in den Sproßstücken verteilen, sondern vielmehr unter Vorwalten einer Reihe anderer, bisher ebenfalls unaufgeklärter Faktoren (Inhibitions- bzw. Korrelationsverhältnisse, Qualitätsdifferenz, innere Organisation usw.) wirken. Das Hauptziel der vorliegenden Arbeit ist demnach nicht, eine neue Hypothese der Organbildung aufzustellen oder zwischen den bereits existierenden eine Entscheidung zu treffen, sondern es handelt sich nur darum, auf die unbedingte Wichtigkeit der experimentellen Analyse morphogener Vorgänge hinzuweisen.

Es bieten bereits die regenerativen Vorgänge am isolierten Blatt eine Reihe interessanter Einzelheiten, die sich ohne Berücksichtigung des inneren Baues, der äußeren Gestaltung und der Entwicklungsgeschichte kaum einfach erklären lassen. Die Produktivität ist im Hinblick auf die einzelnen Blattregionen eine verschiedene und kommt auch unter sehr voneinander abweichenden äußeren Bedingungen in einem Übergewicht der apikalen Randtriebe zum Ausdruck. Durch Teilung werden zwar die Korrelationen zwischen einzelnen Randanlagen unterbrochen, trotzdem werden die Produktionsunterschiede der einzelnen Blattregionen nicht beseitigt. Das Ausmaß der Produktionsdifferenz zwischen der apikalen und der basalen Blatthälfte hängt von der durch den verschiedenen Ort am Mutterstengel bedingten Qualität des Blattes ab. Der ungleichen Ursprungsregion entspricht auch eine ungleiche relative Produktion der ganzen Blätter; apikale ganze Blätter produ-

zieren relativ mehr als mittlere, diese wieder mehr als basale. Auf diese Weise kommt in den ungleichen Produktionswerten die ungleiche morphogene Qualität zum Ausdruck, die an anderen Versuchsobjekten in Hervorbringung von qualitativ verschiedenen Organen zutage tritt (Ausläufer, Knollen, Laubtriebe, Blütenstände). Zunächst könnte man ein ungleiches Alter der Blätter als Ursache annehmen, es zeigen sich aber auffallende Unterschiede auch dann, wenn gleichaltrige Blätter miteinander verglichen werden. Der Grund muß deshalb in der durch eine einfache Hypothese kaum erklärbaren, abweichenden inneren Organisation der Blätter verschiedener Ursprungshöhe liegen. Hiermit im Zusammenhang steht eine ungleich scharf ausgeprägte Korrelation zwischen apikalen und basalen Randknospen, bzw. den beiden entsprechenden Blatthälften, welch letztere wahrscheinlich über die ungleiche Entwicklung der Knospen primär entscheiden. Der Höchstproduktion der apikalen Blätter entspricht auch die größte Schärfe der Korrelation zwischen dem oberen und unteren Blatteil, derzufolge die Produktion am ersteren die am letzteren stark übertrifft. Von äußeren Bedingungen sind diese Verhältnisse im Prinzip unabhängig; es kommt hierbei weder auf die Wasser- und Nährsalzzufuhr, noch auf die Bildung der Assimilate an und ebenso müssen auch die leicht feststellbaren stofflichen Differenzen nur als sekundäre Folgen betrachtet werden. (Es wurde z. B. am 28. Okt. in den oberen Blatteilen ein Zuckergehalt von 4,01, 4,12, in den unteren 3,53 und 3,27 oder in basalen Blättern 2,41, in mittleren 2,39, in apikalen 4,74, im basalen Internodium desselben Exemplars 3,39, im mittleren 3,74, im apikalen 7,82 festgestellt.)

Neben der Abhängigkeit von der Qualität der regenerierenden Teile wurde in vorliegender Arbeit auch die von ihrer Quantität untersucht, und zwar mit dem überraschenden Ergebnis, daß zwischen der Masse des regenerierenden und der der regenerierten Organe keine direkte Proportionalität besteht. Bei Versuchen, in welchen die Teilung der Blätter oder anderer Organe zur Anwendung kommt, müssen auch die qualitativen Unterschiede in den einzelnen Regionen berücksichtigt werden. Deshalb, weil basale Blatteile wenig regenerieren, sinkt auch ihre relative Produktion trotz der Teilung unter die des ganzen Blattes. Allerdings hängt der Effekt der Teilung in hohem Maße nicht nur von der Beschaffenheit der Teile selbst, sondern auch von den äußeren Kulturbedingungen ab. Je nachdem diese den Blattfunktionen günstig oder ungünstig sind, nimmt man in verschiedenen Versuchsserien die Höchstproduktion an verschieden weit geteilten Blättern wahr. Unter sehr guten Versuchsbedingungen führt auch eine sehr weitgehende Zer-

teilung zur höchsten Produktion, unter schlechteren ist bereits oft mit einer Vierteilung des Blattes eine deutliche Abnahme der relativen Produktion verknüpft. Wie durch die verschiedenen Außenbedingungen andere (Ernährungs-)Funktionen der Blätter beeinflußt werden, so wird durch sie auch ein ungleicher Grad der Hemmungseinwirkungen, von denen die relative Produktion jeweils abhängt, bedingt.

Was von den Blättern in bezug auf die Marginaltriebe gilt, hat auch für die Achsenstücke in bezug auf die Axillartriebe Geltung. Aus dem übereinstimmenden Verhalten sowohl in Hinblick auf die regionalen Differenzen (die apikalen Achsenstücke produzieren relativ mehr als die basalen), als auch auf das Verhalten nach der Teilung (geteilte oder stark verkürzte Achsenstücke produzieren mehr als ungeteilte, bzw. längere) läßt sich schließen, daß zwischen diesen beiden Knospenarten und den sie tragenden Organen (Blattspreiten bzw. Internodien) mehr als bloß lokale Beziehungen obwalten.

Die unmittelbare Abhängigkeit der blattbürtigen Triebe von den zugehörigen Blattspreiten geht besonders aus dem Umstand klar hervor, daß Marginaltriebe in ihrer Entwicklung durch alle anderen Teile außer den Blattflächen behindert werden. Sogar der eigene Blattstiel ist imstande, die Produktion des Blattes im Vergleich zu einem solchen ohne Stiel herabzusetzen. Möglicherweise behindert schon die Basis der Blattspreite, da sie reich an Gefäßbündeln ist, die Triebproduktion am Blatt. In höherem Grade gilt dies von den Achsenteilen (Knoten und Internodien), die, wie bereits Loeb zum Teil dargetan, sowohl auf die Marginale als auch auf die Gesamtproduktion (d. h. die der Achsel- sowie Marginaltriebe) ungünstig einwirken. Man kann wohl annehmen, daß die Blattprodukte, die sonst größtenteils für das Wachstum der Marginaltriebe Verwendung finden, in diesen außerhalb des Blattes liegenden Teilen aufgespeichert werden. Wird jedoch diese Aufspeicherung verhindert oder wenigstens eingeschränkt, so kommen auch Marginale zum Vorschein. Dementsprechend üben auch verfaulende oder austrocknende Internodien keinen oder nur einen geringen hemmenden Einfluß aus. Der das Wachstum der Marginalknospen hemmende Einfluß der Internodien ist ihrer Länge direkt proportional. Allerdings entscheidet auch hierbei die je nach der Ursprungsregion abweichende Qualität der Internodien. Besonders den apikalen Internodien kommt hierin eine Sonderstellung zu, die auch darin zum Ausdruck kommt, daß sie selbst in trockener Atmosphäre Wurzeln auszutreiben vermögen. An den apikalsten Sproßstücken erscheint die Marginaltriebentwicklung am stärksten gehemmt. Die ausgesprochene Tendenz zur Wurzelbildung

steht hier in Zusammenhang mit dem Wachstumsstillstand der Marginalanlagen, woraus die volle Berechtigung der von Goebel (1902, 1908) ausgesprochenen Ansicht über die maßgebende Rolle der Wurzelentwicklung bei der Wachstumshemmung der blattbürtigen Knospen erhellt. Von nebensächlicher Bedeutung ist die Wasser- und Nährsalzaufnahme, wie dies aus den diesbezüglichen Versuchen hervorgeht. In Übereinstimmung hiermit finden nach meiner Auffassung auch die Vorstellungen über die entscheidende Rolle der Wasseraufnahme oder anderer Wurzelfunktionen (Wurzeldruck), die besonders Wakker (1885), de Vries (1890) und Reed (1923) postulieren, keine Bestätigung in den hier angeführten Resultaten, die so deutlich die Korrelationen zwischen den Marginal- und Axillarknospen beleuchten.

Zusammenfassung.

Aus den an isolierten Blättern, isolierten einknotigen Achsenstücken und schließlich einknotigen Achsenstücken mit belassenen Blättern vorgenommenen Versuchen und deren quantitativen Ergebnissen geht u. a. folgendes hervor:

1. Die relative Produktion, d. h. die Menge der Trockensubstanz der von einem Blatt oder Achsenstücke regenerierten Triebe und Wurzeln (bezogen auf 1 g der Trockensubstanz der regenerierenden Organe) hängt von der inneren, je nach der Ursprungsregion ungleichen Qualität derselben ab. Den Höchstwert erreicht sie an apikalen Blättern und Sproßstücken, falls diese vollig erwachsen sind.

2. Weiter steht die Höhe der relativen Produktion im Verhältnis zu einer mehr oder weniger weitgehenden Teilung der regenerierenden Organe. Die in den verschiedenen Regionen des Blattes vorhandene ungleiche morphogene Qualität tritt auch in einer ungleichen relativen Produktion seiner Teile zutage.

3. Sämtliche außerhalb des Blattes liegenden Teile (Blattstiele, Knoten, Internodien) üben eine auf quantitativem Wege bestimmbare Hemmung auf die Entwicklung der Randtriebe aus, die der Länge dieser Teile direkt proportional zu sein scheint.

4. Zwischen den Marginal- und den Axillarknospen bestehen quantitativ sehr fein abgestufte Korrelationen, die in deutlicher Abhängigkeit von den Außenbedingungen, wie auch von dem ungleichen Verhältnis zwischen den Blättern und Internodien stehen.

Literatur.

Dostál, R., Zur Theorie der Massenproportionalität bei der Regeneration. Ber. Deutsch. bot. Ges. 44, 1927, S. 626.

Goebel, K., Über Regeneration im Pflanzenreich. Biol. Zbl. 22, 1902, S. 417.

— Einleitung in die experim. Morphologie der Pflanzen 1908, S. 142.

— Zu Jacques Loebs Untersuchungen über Regeneration bei Bryophyllum. Biol. Zbl. 36, 1916, S. 193.

Kakesita, K., Studies of regeneration in Bryophyllum calycinum. Japan. Journ. of Bot. 4, 1928, S. 27.

Loeb, J., Rules and mechanism of inhibition and correlation in the regeneration of Bryophyllum calycinum. Bot. Gaz. 60, 1915, S. 249.

— Regeneration from a physico-chemical viewpoint. 1924.

Ossenbeck, C., Kritische und experimentelle Untersuchungen an Bryophyllum. Flora, N. F. 22, 1927, S. 342.

Reed, E., Hypothesis of formative stuffs as applied to Bryophyllum calycinum. Bot. Gaz. 75, 1923, S. 113.

Schubert, O., Bedingungen zur Stecklingsbildung und Propfung von Monokotylen. Zbl. f. Bakt. u. Parasitenkd. II, 38, 1913, S. 404.

de Vries, H., Über abnormale Entstehung sekundärer Gewebe. Jahrb. wiss. Bot. 22, 1890, S. 63.

Wakker, J. H., Onderzoekingen over adventieve Knoppen. Akademisk proefschrift, Amsterdam 1885. (Ref. Bot. Ztbl. 32, 1887.)

Zur experimentellen Beeinflussung der Korrelationstätigkeit von epigäischen Keimblättern.

Von

V. Komárek, Brno (Brünn).

1. Einleitung. Die von Dostál (1908) festgestellte und von Sandt (1925) bestätigte korrelative Hemmungseinwirkung der Keimblätter auf ihre Axillarknospen gibt besonders aus methodischen Gründen ein sehr instruktives Beispiel der Korrelationsbeziehungen bei Pflanzen. Ein vorzügliches Objekt stellen Erbsenkeimlinge (Pisum sativum) vor, an denen das fast gesetzmäßige stärkere Heranwachsen der in der Achsel des amputierten Keimblattes angelegten Knospe von einer Reihe der Mitarbeiter Dostáls (Kořínek 1922, Václavík 1924, Klein 1926, Weiskopf 1927, Kahane 1927), experimentell behandelt wurde. Die Sandtsche Bestätigung bezieht sich auf die Roßkastanie (Aesculus Hippocastanum). Wie jedoch Kořínek nachgewiesen hat, weichen Keimpflanzen mit epigäischen Keimblättern von diesen hypogäischen Keimlingen meist nicht unerheblich ab. Wie aus der Zusammenfassung seiner Versuche zu ersehen ist, verhalten sich Keimlinge von Linum usitatissimum der Erbse gänzlich entgegengesetzt, denn sie treiben nach der kurz nach dem Auskeimen und Entfalten der Keimblätter vorgenommenen Amputation des jungen Epikotyls und eines von beiden Keimblättern ausnahmslos den Achseltrieb des gelassenen Keimblattes stärker aus. Demgegenüber scheinen die Wachstumsverhältnisse der Kotylarknospen bei anderen Epigäern viel komplizierter als bei den Hypogäern zu sein. Neben den Pflanzen, bei denen nach Abtragen eines Keimblattes keine von beiden Knospen im Wachstum bevorzugt erscheint, bieten besonders in verschiedenem Grade anisokotyle Keimlinge ein besonderes Interesse (Cannabis, Mirabilis), bei denen regelmäßig die Achselknospe des belassenen, gleichgültig ob größeren oder kleineren Keimblattes, stärker heranwächst, während an bloß dekapitierten Versuchspflanzen immer die Achselknospe des größeren Keimblattes die des kleineren (ebenfalls belassenen) korrelativ hemmt.

Das Ziel vorliegender Mitteilung war, auf die Gründe des auffallenden Widerspruches zwischen den hypo- und epigäischen Keimlingen näher einzugehen. Aus anderen bekannten Tatsachen geht mit Sicherheit hervor, daß Keimblätter als solche hier nicht von maßgebender Bedeutung sein können, denn ähnliche Widersprüche gelten auch für Laubblätter, die einmal als Organe, die das Wachstum der Achselknospen verzögern, anzusehen sind, worauf sich die klassische Arbeit Goebels (1880) auf Prunus Padus und anderen Objekten bezieht, wogegen aus den Versuchen Bertholds (1904) und Nordhausens (1910) vielmehr auf eine Entwicklungsförderung der Achselknospe seitens des Stützblattes geschlossen werden kann. Dostál (1926) hat nachgewiesen, daß ein und dasselbe Blatt in verschiedenen Entwicklungszuständen teils eine fördernde, teils eine hemmende Wirkung auf andere Teile des Laubsprosses auszuüben vermag. Dementsprechend galt es in vorliegender Arbeit zuerst eine größere Anzahl von Dikotylenarten auf die Wechselbeziehungen zwischen den Keimblättern und ihren Achselknospen unter gewöhnlichen äußeren und inneren Versuchsbedingungen zu prüfen, um Objekte herauszufinden, die sich regelmäßig und den Erbsenkeimlingen gänzlich entgegengesetzt verhielten, die dann zur Lösung des angegebenen Widerspruches benützt werden könnten.

2. Material und Methodik. Versuche wurden mit folgenden Pflanzenarten angestellt: Sinapis alba, Brassica rapa, Reseda lutea, Papaver rhoeas und somniferum, Geranium dissectum, Linum usitatissimum, Impatiens Balsamina, Agrostemma githago, Acer platanoides, Lupinus albus, Phaseolus vulgaris v. nigerrimus, Oenothera grandiflora, Gaura parviflora, Mirabilis Jalappa und longiflora, Allionia violacea, Prunella vulgaris, Verbena officinalis, Phacelia tanacetifolia, Campanula rapunculoides, Galium glaucum, Helianthus annuus, Cannabis sativa und Urtica cannabina. Einige von diesen Objekten bieten nicht unerhebliche methodische Schwierigkeiten, besonders wegen ihrer geringen Größe und Widerstandsfähigkeit, so daß sie eine größere Anzahl von Versuchsserien nicht gestatteten. Bei anderen, obwohl größeren Pflanzen waren wieder die normalen Wachstumsverhältnisse der Anwendung in diesen Versuchen hinderlich. Alle Samen wurden in gewöhnlicher Weise in Töpfen, teils im Glashaus, teils im Freien aufgezogen. Der Grundversuch, der in verschiedenen Variationen an allen Objekten angewandt wurde, bestand darin, daß das Epikotyl unter Schonung der Kotylarknospenanlagen und entweder gleichzeitig oder später bzw. früher auch ein Keimblatt entfernt wurde. Die

Ergebnisse der Messungen wurden tabellarisch vorgeführt, wobei besonders auf das stärkere Heranwachsen einer von beiden miteinander konkurrierenden Knospen hingewiesen wurde. Nach jeder Messung wurden die Zahlenergebnisse der stärker heranwachsenden Achselknospen in Prozenten der übrig gebliebenen Pflanzen ausgedrückt. Aus in verschiedenen Zeiträumen ausgeführten Beobachtungen gehen die zeitlichen Schwankungen in der Korrelationsreaktion klar hervor. Von den angeführten Pflanzen konnten nur bei Papaver, Allionia und Campanula die Wachstumsverhältnisse nicht festgestellt werden, da es nicht möglich war, eine vollständige Dekapitation des Epikotyls durchzuführen, da die so behandelten Pflanzen vorzeitig zugrunde gingen.

3. Das abweichende Verhalten der Epigäer. Von den übrigen Versuchsobjekten lassen sich gewisse Typen aufstellen. Wie Linum usitatissimum, auf das sich eine eingehende Untersuchung im vierten Abschnitt bezieht und welches auch in unseren Versuchen unter gewöhnlichen Kultur- und Versuchsbedingungen ausnahmslos reagierte, verhalten sich auch Phacelia und Urtica. Als Beispiel der Versuchsergebnisse kann ein Versuch dienen, in welchem eine Woche alte Keimlinge von Urtica cannabina am 15. April in zwei Serien eingeteilt wurden. Bei der I. Serie wurde an demselben Tage ein Keimblatt und Epikotyl abgeschnitten, bei der II. Serie erst am 19. April. Bei der Versuchsbeobachtung am 25. April wurde von 77 Exemplaren der I. Serie in 65 (84,3%) der Achseltrieb des belassenen Keimblattes größer, von der II. Serie, die aus 59 Exemplaren bestand, verhielten sich 50 (84,7%) so; bei der zweiten am 30. April durchgeführten Messung waren in jedem Falle die Achseltriebe des belassenen Keimblattes größer. Diesem im kalten Glashaus angestellten Versuch entspricht ein analoges Ergebnis mit im Freien (in Töpfen) aufgezogenen Keimlingen. Von 165 Pflanzen der I. Serie wiesen nur 2 (1,2%), von 122 Exemplaren der II. Serie ebenfalls nur 2 (1,6%) ein entgegengesetztes Verhalten auf, unter dem man hier stärkeres Auswachsen der in der Achsel des amputierten Keimblattes gelegenen Knospe, also dem Erbsentypus analoges Verhalten versteht. Am 8. April ausgesäte Phacelia-Keimlinge, die in einer Serie am 13. April eines Keimblattes und am 18. April auch des Epikotyls beraubt wurden, zeigten bei der ersten Messung am 25. April 88,5% Exemplare, die den Achseltrieb des belassenen Keimblattes größer aufwiesen, bei der zweiten am 30. April vorgenommenen Messung boten alle Pflanzen dieses Verhalten. Die II. Serie bestand aus 89 Pflanzen, denen erst am 18. April ein Keimblatt und Epikotyl entnommen wurde, und diese zeigten bei der ersten Messung

90,0%, bei der zweiten 98,0% dem Linumverhalten entsprechende Fälle. Aus dem wiederholten Messen folgt, daß beide Achselknospen zuerst ± gleichartig heranwachsen und erst im Laufe des Versuches die eine, eben die in der Achsel des belassenen Keimblattes gelegene, Oberhand gewinnt. Daraus ersieht man, daß das Korrelationsverhältnis erst während des normalen Wachstums schärfer hervortritt. Je nach der Artverschiedenheit tritt die Entscheidung des definitiven Wachstumsverhältnisses früher oder später zutage, wie besonders auch aus dem Verhalten folgender Beispiele erhellt.

Von den besprochenen Objekten weichen am weitesten Pflanzen mit dicken, fleischigen Keimblättern, die sich entsprechend der beträchtlichen Menge von Reservestoffen fast ähnlich wie hypogäische Keimpflanzen verhalten, ab. Wie aus der Tab. 1 erhellt, die sich auf am 23. März ausgesäte und am 1. April (I. Serie) bzw. am 11. April (II. Serie) operierte Lupinus albus-Keimlinge bezieht, ist bei der überwiegenden Mehrzahl der Versuchspflanzen die Achselknospe des amputierten Keimblattes größer, und wie außerdem der Vergleich der beiden Messungen lehrt, nimmt im Laufe des Versuchs die Anzahl der bei der ersten Beobachtung noch unbestimmten Fälle stark ab.

Tabelle 1. Lupinus albus[1]).

Beobachtungstag	Versuchsserie	Anzahl der Keimpflanzen	Achselknospen				Prozentzahl	
			$A > B$	$B > A$	$A = B$	ø	A	B
4. Mai	I.	46	29	2	13	2	63,1	4,3
4. Mai	II.	46	15	1	28	2	32,6	2,1
24. Mai	I.	46	42	2	1	1	91,3	4,3
24. Mai	II.	46	43	ø	3	ø	93,5	ø

Analog ist auch bei den Keimpflanzen von Phaseolus vulgaris eine auffallende Wachstumsverzögerung der Achselknospen nach der Operation zu bemerken, die vielleicht mit dem umgekehrten Wachstumsverhältnis im Vergleich zu den Leinkeimlingen auch in gewisser Hinsicht zusammenhängt. Während sich Phaseolus multiflorus nach den früher angestellten Versuchen, Fälle mit stark fasciierten Kotylarsprossen ausgenommen, gleich der Erbse verhält, sah man bei Ph.

1) Erklärung der Tabellen: A Achselknospen des amputierten, B des belassenen Keimblattes. Die darunter liegenden Zahlen bedeuten die Anzahl der Keimlinge, die die angegebenen Größenverhältnisse der beiden Kotylartriebe aufweisen.

Die Prozentzahlen, die sich auf Exemplare mit größerem Achseltrieb des amput. (A), bzw. des belassenen (B) Keimblattes beziehen, sind nur aus den $A > B$, bzw. $B > A$-Exemplaren berechnet.

vulgaris, z. B. in einem Versuch mit 94 Keimpflanzen, nur 33,0%, die der Erbse entsprachen, wogegen bei 55,5% der Axillarsproß des belassenen Keimblattes größer und bei 11,5% Keimlingen beide Achseltriebe gleich waren. Die konkreten Zahlenverhältnisse hängen natürlich vom Entwicklungsstadium sowie von anderen Umständen ab, die bei der Wiederholung der Versuche berücksichtigt werden müssen. Dies beweist auch das Versuchsergebnis an Helianthus annuus-Keimpflanzen, die nach 12 bzw. 18 Tage dauernder Keimung operiert wurden. Bei der ersten Beobachtung am 4. Mai war das Prozentergebnis der I. Serie A:43,1%, B:4,5%, das der II. Serie A:36,2%, B:0,0%, bei der zweiten Messung (24. Mai) A:92,5%, B:5,0%, bzw. 80,9%, 17,0% (Anzahl der übrig gebliebenen Keimlinge der I. Serie 40, der II. Serie 47). Die Annäherung des Verhaltens dieser epigäischen Versuchspflanzen an den Erbsentypus springt in diesen Zahlen in die Augen.

Die übrigen geprüften ± isokotylen Epigäer zeigen dagegen ein dem Linumtypus schon viel näheres Verhalten. Ein vorzügliches Versuchsobjekt stellt Sinapis alba vor, dessen Samen am 22. März im kalten Glashaus ausgesät und die bereits vier angelegte Blätter tragenden Keimlinge in der I. Serie am 6. April und in der II. Serie am 11. April operiert wurden. Die Wachstumsverhältnisse der Kotylarknospen sind aus Tab. 2 ersichtlich.

Tabelle 2. Sinapis alba.

Beobachtungstag	Versuchsserie	Anzahl der Keimpflanzen	Achselknospen				Prozentzahl	
			$A > B$	$B > A$	$A = B$	ø	A	B
16. April	I.	123	9	53	14	47	7,3	43,1
16. April	II.	114	2	13	ø	99	1,7	11,4
26. April	I.	123	23	46	54	ø	18,7	37,4
26. April	II.	114	30	37	44	3	26,3	32,4

Zwar ist die Anzahl der vom Linumtypus abweichenden Exemplare recht bedeutend, doch geht besonders aus der zweiten Messung die beträchtliche Zunahme der dem Erbsentypus mehr entsprechenden Fälle hauptsächlich in der II. Serie, welche zur Zeit der Operation in der Entwicklung bereits mehr vorgeschritten war, klar hervor. Damit stimmt auch das Verhältnis der Prozentzahlen überein, das bei der ersten Messung sich 6 nähert, wogegen bei der zweiten in der I. Serie 2, in der II. Serie sogar 1,23 beträgt. Die Bedeutung des Alters der zu operierenden Keimlinge ist darin unverkennbar. Weniger gut eignet sich zu diesen Korrelationsversuchen Brassica rapa, die weniger wider-

standsfähig ist und deren Achselknospen sehr lange mit scharf ausgeprägtem Wachstumsverhältnis auf sich warten lassen. Bei der letzten Abmessung einer Serie von 79 Pflanzen war das Verhältnis $A:B$ gleich 1,2%:84,8%, in der II. Serie von 43 Keimlingen 2,2%:89,0%. Analog wie Sinapis alba verhalten sich auch die Keimpflanzen von Solanum racemiflorum. In einem Versuch mit den am 22. April ausgesäten, in der I. Serie am 29. April des Keimblattes, am 13. Mai des Epikotyls beraubten und in der II. Serie ebenso am 2. Mai bzw. 13. Mai operierten Keimlingen zeigte sich bei der ersten Beobachtung am 16. Mai das Verhältnis $A:B$ in der I. Serie 7,6%:29,3%, in der II. 3,0%: 21,0%, bei der zweiten am 11. Juni durchgeführten Messung 26,4%: 66,7% in der I. Serie, 18,7%:76,0% in der II. Serie aller übrig gebliebenen Versuchspflanzen (87 bei der I., 96 bei der II. Serie). Diese Zahlenverhältnisse werden verständlicher, wenn gleichzeitig auch die Anzahl der zu beiden Beobachtungstagen noch nicht unterscheidbaren Exemplare berücksichtigt wird. Bei der ersten Messung waren es 63,0% bzw. 76,0% aller Versuchspflanzen, die annähernd gleiche Achselknospen auf beiden Seiten besaßen, wogegen bei der zweiten Messung bereits nur 6,9% bzw. 5,3% ununterscheidbar blieben. Dem Leintypus am nächsten scheint Prunella vulgaris zu stehen, deren Keimlinge zwar ihre Kotylartriebe relativ spät entfalten und noch später größere Unterschiede aufweisen, dennoch ist es sehr auffallend, wie an den Exemplaren mit gleichen Kotylartrieben schließlich der in der Achsel des belassenen Keimblattes liegende die Oberhand gewinnt. Zu diesem Ergebnis führte z. B. ein Versuch mit 183 Keimpflanzen, die am 20. März ausgesät und am 19. April operiert wurden. Das beim ersten Messen festgestellte Verhältnis von $A:B$ war 0,5%:72,6%, bei der zweiten am 6. Juni 1,8%:95,8%. Von den bei der ersten Messung nicht scharf ausgeprägten Exemplaren (7,1%) und solchen, an denen die Knospen noch nicht merklich herangewachsen waren (19,8%), sind bei der zweiten Messung nur 2,4% aller 169 brauchbaren Versuchspflanzen ununterscheidbar geblieben. Weniger gut eignen sich zu diesen Versuchen folgende Arten: Gaura parviflora, die am 7. Mai ausgesät, am 23. Mai operiert, am 17. Juni das Verhältnis $A:B = 7{,}5\%:83{,}7\%$ angezeigt hat, Geranium dissectum mit dem Verhältnis 14,1%:82,4%, Verbena officinalis mit ebensolchem von 4,9%:63,6% und endlich Allionia, Campanula, Oenothera, Papaver. Die Wachstumsverhältnisse werden bei anderen Arten auch durch die ohne Dekapitation heranwachsenden Kotylartriebe verwickelt, wie dies besonders bei Galium glaucum der Fall ist. Bei 85 Exemplaren von Galium wurde ein

Verhältnis von $A : B = 17{,}8\% : 63{,}2\%$, sowie noch eine große Anzahl von Exemplaren mit gleichen Achseltrieben (19,0%) festgestellt, während in der II. Serie mit 56 Exemplaren diese Zahlen 16,0% : 53,6% und 30,3% waren. Demnach scheint bei dieser Pflanze die korrelative Keimblattwirkung auf die Achselknospen relativ geringfügig zu sein.

Pflanzen mit $\pm$ ausgesprochen größerem Unterschiede der beiden Keimblätter zeigen von den bereits angeführten Beispielen ein prinzipiell nicht abweichendes Verhalten. Dem Leintypus entspricht fast ausnahmslos Agrostemma githago, dessen Keimlinge der Operation gewisse Schwierigkeiten dadurch stellen, daß beim sehr innigen Verwachsen der Keimblattbasen erst nach mehrmaligem Abschneiden die zum Vorschein tretenden Epikotylteile sich ganz entfernen lassen. Gleichzeitig wird die Feststellung der Lage der Achseltriebe erst nach dem Abziehen der Keimblattinsertionen ermöglicht. Am 20. April ausgesäte Keimlinge wurden in zwei Serien eingeteilt. Bei der einen wurde am 25. April das größere, bei der zweiten das kleinere Keimblatt an demselben Tag abgeschnitten. Die Dekapitation konnte nur stufenweise vom 3. bis 21. Mai ausgeführt werden. Am 25. Mai wurde in der I. Serie 98,8%, in der II. Serie 99,0% Keimlinge mit größerem Achseltrieb des belassenen Keimblattes festgestellt, was für eine Beziehung zu der verschiedenen Größe des belassenen Keimblattes nicht spricht. Dasselbe gilt auch von Reseda lutea, bei der am Schluß des Versuches in der entsprechenden I. Serie das Verhältnis von 8,6% : 67,6%, in der II. Serie das von 10,5% : 73,6% nachgewiesen wurde. Besser ausgeprägt ist die Anisokotylie bei Mirabilis. Samen von M. longiflora wurden am 9. April ausgesät und am 23. April operiert, indem bei der I. Serie wieder das größere, bei der II. Serie das kleinere von beiden in dieser Zeit noch grünlichen Keimblättern entfernt wurde. Das Versuchsergebnis ist aus der Tab. 3 zu ersehen.

Tabelle 3. Mirabilis longiflora.

Beobachtungstag	Versuchsserie	Anzahl der Keimpflanzen	Achselknospen				Prozentzahl	
			$A > B$	$B > A$	$A = B$	ø	A	B
10. Mai	I.	123	5	67	20	31	4,1	54,4
10. Mai	II.	104	4	66	9	25	3,8	63,5
25. Mai	I.	102	21	80	1	ø	20,5	78,5
25. Mai	II.	85	17	66	2	ø	19,9	77,7

Der Anisokotylie ist wieder keine maßgebende Bedeutung zuzuschreiben, denn das Verhalten der Pflanzen am Schluß des Versuches

ist in beiden Serien das gleiche und dem Leintypus sehr ähnlich. Von den bei der ersten Messung noch gleiche Triebe aufweisenden Exemplaren ergänzt sich die Anzahl der Ausnahmefälle, d. h. der Exemplare mit größerem Achseltrieb des amputierten Keimblattes. Von den hier geprüften Arten läßt sich nur bei Cannabis sativa ein gewisser Einfluß der Anisokotylie wahrnehmen. Z. B. an Exemplaren, die am 20. April ausgesät, am 24. April eines Keimblattes (bei der I. Serie des größeren, bei der II. Serie des kleineren) beraubt und am 2. Mai dekapitiert wurden, zeigte sich am 23. Mai das Verhältnis $A:B$ bei der I. Serie 8,8%:76,5%, bei der II. Serie 43,3%:40,3%, bei der zweiten Messung am 1. Juni dasselbe $A:B = 10{,}5\%:87{,}4\%$ bzw. 45,7%:47,8% von 95 Exemplaren der I. Serie und 92 der II. Serie, die übrig geblieben sind. Cannabis verrät in diesem Versuch eine gewisse Annäherung an den Erbsentypus, allerdings nur in dem Falle, wo das kleinere Keimblatt amputiert wurde. Man kann sich die Verschiedenheit der beiden Versuchsserien so vorstellen, daß das größere belassene Keimblatt viel stärker das Wachstum seiner Axillarknospe hemmt, als das kleinere an den Vergleichsexemplaren belassene es tut.

4. Über die Bedingungen der Korrelationswirkung der Keimblätter. Bereits die im vorhergehenden Abschnitt angeführten Verhältniszahlen sprechen gegen die Annahme, daß ein bestimmtes Korrelationsverhältnis zu den Artcharakteren gezählt werden könnte. Wie z. B. Václavík festgestellt hatte, ist die in gewöhnlicher Wasserkultur gesetzmäßige Hemmungswirkung der Erbsenkeimblätter unter gewissen Versuchsbedingungen so abgeschwächt, daß sehr oft auch der Achseltrieb des belassenen in der Entwicklung überwiegt, ebenso läßt sich auch bei den epigäischen Keimblättern eine weitgehende Abhängigkeit der Korrelationswirkung der Keimblätter von äußeren und inneren Bedingungen feststellen. Aus methodischen Rücksichten ist zuerst auf die Bedeutung des Alters hinzuweisen, denn beim Nichtberücksichtigen dieses inneren Faktors erscheint eine Wiederholung dieser Versuche mit gleichem Ergebnis auch unter gewöhnlichen, üblichen Außenbedingungen unmöglich. Das hat z. B. ein gelegentlicher Versuch mit wild im Garten wachsenden Keimlingen von Acer platanoides gelehrt. Wurden Exemplare mit etwa nur 1 cm langem Epikotyl (I. Serie der Tab. 4) operiert, so wurde ein gänzlich entgegengesetztes Verhältnis des Wachstums der Achseltriebe hervorgerufen, als wenn die Operation erst an Keimpflanzen mit 2 cm langem Epikotyl, zwei ganz entfalteten Laubblättern und beinahe vergilbten Kotyledonen angestellt wurde (am 14. Mai). Ältere Pflanzen reagieren fast ebenso wie die Erbse

oder Roßkastanie, wogegen sich jüngere Pflanzen aus demselben Standort, z. B. solche, die am 18. April eines noch gelblichgrünen, zusammengefalteten Keimblattes beraubt und am 30. April dekapitiert wurden, ähnlich wie Leinpflanzen verhielten, denn sie zeigten am 11. Juni das $A:B$-Verhältnis gleich 7,8 %: 92,1 % (Anzahl der bearbeiteten Versuchspflanzen 89).

Tabelle 4. Acer platanoides.

Beobachtungstag	Versuchsserie	Anzahl der Keimpflanzen	Achselknospen				Prozentzahl	
			$A > B$	$B > A$	$A = B$	ø	A	B
11. Juni	I.	32	5	27	ø	ø	15,6	84,4
11. Juni	II.	33	20	5	8	ø	60,6	15,2

Die stark heranwachsenden Keimblätter fördern danach die Entwicklung ihrer eigenen Achselknospen, wogegen die ausgewachsenen, ± vergilbenden, nach der Operation jedoch sich noch tiefgrün verfärbenden die Entwicklung eigener Axillarknospen behindern und dadurch das korrelativ begünstigte Wachstum der entgegengesetzten Knospen ermöglichen.

Auch an denselben Versuchspflanzen wurde das Wachstumsverhältnis der Kotylartriebe auffallend verschoben, wenn nach der Amputation der bereits vorhandenen, im jüngeren Stadium der Keimblätter herangewachsenen Achseltriebe neue unter der erheblich abgeänderten Einwirkung älterer Keimblätter zum Austreiben gezwungen wurden. Diese Nachoperation wurde an den in der Tab. 3 zahlenmäßig angegebenen Exemplaren von Mirabilis longiflora an dem dort angegebenen Beobachtungstag vorgenommen. Das Verhalten der Serialknospen, das in der Tab. 5 angegeben ist, berechtigt zu dem Schluß, daß auch die typischen epigäischen Keimblätter, die in sonst angestellten Versuchen einen Widerspruch zu den Erbsenkeimlingen äußern, mit dem zunehmenden Alter sich diesen hemmend einwirkenden Blattbildungen nähern.

Tabelle 5. Mirabilis longiflora.

Beobachtungstag	Versuchsserie	Anzahl der Keimpflanzen	Achselknospen				Prozentzahl	
			$A > B$	$B > A$	$A = B$	ø	A	B
31. Mai	I.	76	15	44	17	ø	19,7	57,9
31. Mai	II.	66	21	36	9	ø	31,8	54,6
12. Juni	I.	76	42	32	2	ø	55,2	42,1
12. Juni	II.	64	31	32	1	ø	48,4	50,0

Wie auch für andere Objekte sehr wohl bekannt ist, wird auf diese Weise die Lebensdauer bald absterbender Blattbildungen erheblich verlängert, und es ist zuerst an die Stauung der Assimilate zu denken, die diese epigäischen Keimblätter den an Reservestoffen reichen hypogäischen korrelativ ähnlich machen.

Zu einer eingehenderen Untersuchung wurden Keimpflanzen von Linum usitatissimum benützt. Auch da ist das Entwicklungsstadium der Versuchsexemplare von hervorragender Bedeutung. Während Keimpflanzen, wie oben angegeben, schließlich ohne Ausnahme die Achselknospe des belassenen Keimblattes kräftiger austreiben, zeigten Pflanzen etwa mittleren Alters (am 28. Mai ausgesät, am 17. Juni dekapitiert, am 20. Juni eines Keimblattes beraubt) bei der am 24. Juni vorgenommenen Beobachtung bereits 19,3% Ausnahmefälle von 83 Pflanzen. Eine andere Gruppe von denselben Versuchspflanzen wurde erst am 22. Juni operiert, als die Keimblätter bereits zu vergilben und verwelken anfingen und die Epikotyle 12—16 cm maßen. In der I. Serie mit 79 übrig gebliebenen Pflanzen wurden Epikotyle und Keimblätter gleichzeitig, in der II. Serie, 109 Exemplare enthaltenden, wurde das Keimblatt erst am 26. Juni amputiert. Die Verhältniszahlen waren am 1. Juli folgende: in der I. Serie $A:B = 24{,}1\% : 58{,}2\%$, wo bei 17,7% Pflanzen gleiche Triebe in beiden Achseln aufwiesen. In der II. Serie 25,6%:53,2% (21,0%). Die Versuche wurden unter verschiedenen Kulturbedingungen mit demselben, von dem in ganz jungen Stadium operierten Pflanzen abweichenden Ergebnis wiederholt. Damit stimmt auch das Verhalten von Phacelia grundsätzlich überein. Die für Linum eben angeführte beträchtliche Anzahl von Exemplaren, die gleiche Axillare aufwiesen, ist ein Zeichen für eine bedeutende Abnahme der Keimblätterwirkung in einem mehr vorgeschrittenen Entwicklungsstadium der Keimlinge. Die in diesem Stadium ganz kleinen Achselknospenanlagen verhalten sich ähnlich, als ob Pflanzen nur dekapitiert worden wären. Auch beim Belassen beider Keimblätter treten neben Exemplaren mit gleich heranwachsenden Achseltrieben besonders später sehr viele auf, die eine merkliche Wachstumsdifferenz äußern, welche allerdings durch andere Einflüsse verursacht werden muß.

Von den Außen- und Innenbedingungen, die das Wachstumsverhältnis beider Axillare beeinflussen können, wurden einige eingehender geprüft. Die Bedeutung der Lichtintensität konnte nicht einwandfrei gelöst werden, da die Pflanzen eine stark herabgesetzte Beleuchtung nicht auf die nötige Dauer vertragen. Befriedigendes Wachstum wurde nämlich nur in vollem Lichte (im Freien) erzielt. Von Interesse ist

die Bedeutung der Wasserzufuhr, die sich auch im Aussehen der Pflanzen äußerte. Reichlich begossene Pflanzen wuchsen stark heran, ihre fast fleischigen und durch starkes Flächenwachstum am Rand zerrissenen Keimblätter maßen bis 14,7 × 9,3 mm, doch war die Chlorophyllerzeugung herabgesetzt, so daß die Pflanzen grünlich gefärbt waren. In beiden Serien, von denen die I. am 8. und 13. Mai, die II. Serie am 24. Mai operiert wurde, wurden bei der am 15. Mai und 1. Juni vorgenommenen Messung die Prozentzahl der Exemplare mit größerem Achseltrieb des belassenen Keimblattes 96,5% und 99,0% vorgefunden. Die nur spärlich begossenen, derselben Gruppe, welche am 29. April ausgesät wurde, entstammenden, viel langsamer heranwachsenden Vergleichspflanzen wiesen nur bis 10 × 7 mm große Keimblätter, die jedoch tief grün gefärbt waren, auf, was auch von den Achseltrieben gilt. Im Ergebnis dieses Versuchs fällt die große Anzahl von Ausnahmefällen in der später und in vorgeschrittenem Stadium operierten Serie auf. Während im jüngeren Entwicklungsstadium behandelte Pflanzen sich den stark begossenen nähern (A : B = 1,1% : 98,6%), war das Verhältnis bei der später operierten Serie 14,4% : 62,7% von 83 Versuchsexemplaren. Aus diesem mit dem gleichen Resultat wiederholten Versuch folgt, daß eine Wasser- (und Salz-) Aufnahme auch die mit zunehmendem Alter zusammenhängende Hemmungswirkung der Keimblätter auszuschalten vermag.

Auf den Zusammenhang zwischen dem Wachstum der Keimblätter und ihrer Achseltriebe werfen Versuche ein bestimmtes Licht, in denen ein Keimblatt eingegipst wurde. Die Keimblätter wurden zuerst mit Watte umwickelt und mit Gipsbrei in einer dünnen Schicht mehrmals bestrichen. Das Epikotyl und das gegenüberliegende Keimblatt wurden entfernt. Die Eingipsung wird von dem Keimblatt gut vertragen. Es bleibt gesund, grün und wächst an seiner Basis nach. Auch Achseltriebe werden normal ausgebildet, obwohl sie im Wachstum im Vergleich zu den nicht eingegipsten Kontrollexemplaren zurückblieben. Während diese ausnahmslos bei allen 82 Exemplaren den Achseltrieb des belassenen, unbestrichenen Keimblattes größer aufwiesen, nahm die Anzahl der Versuchspflanzen mit einem entgegengesetzten Verhältnis unter der bisher nicht näher präzisierten Einwirkung des Eingipsens erheblich zu (Tab. 6).

Dies ist um so auffallender, als sich durch andere Versuche nachweisen ließ, daß auch das Abtragen nur der Hälfte eines Keimblattes ein regelmäßiges Wachstumsüberwiegen des Achseltriebes des intakten Keimblattes hervorrief. In einem Versuch ergab eine am 13. Mai derart

Tabelle 6. Linum usitatissimum.

Beobachtungstag	Anzahl der Keimpflanzen	Achselknospen				Prozentzahl	
		$A > B$	$A > B$	$A = B$	ø	A	B
12. Juni	63	4	12	16	31	6,3	19,0
17. Juni	62	23	36	3	ø	37,1	58,1

operierte Serie von 132 Exemplaren keine von der angeführten Regel abweichenden, die II. Serie, die aus 76 am 23. Mai operierten Versuchspflanzen bestand, 6,5% Ausnahmefälle.

Durch die angewandte Grundoperation der Keimpflanzen wird das gewöhnlich an solchen Objekten sehr verwickelte Ineinandergreifen verschiedener Korrelationsbeziehungen wesentlich vereinfacht, da eigentlich nur ein Keimblatt und die Kotylaranlagen neben dem Hypokotyl und dem Wurzelsystem bewahrt werden. Einige Versuche über die Ausschaltung der korrelativen bzw. funktionellen Einwirkung der Wurzel haben zu einem beachtenswerten Ergebnis geführt. Von den geprüften Arten eignet sich wieder der Lein zu diesen Versuchen, indem bei anderen Pflanzen, wie z. B. Mirabilis und Phacelia, das Ergebnis durch die sehr schnelle neue Einwurzelung, die die eigentliche Operation bedeutungslos macht, gestört wird. Die Wurzel wurde bei Linum entweder allein oder mit verschieden großem Hypokotylstück abgetragen, so vorbereitete Pflanzen in feuchte Erde eingesteckt und mit Glas sorgfältig geschützt. Den Querschnitt nahe den Keimblättern zu führen, bewährte sich nicht so gut wie die Entfernung nur einer Hälfte der Hypokotyllänge samt dem Wurzelsystem. Von diesen mehrmals mit gleichem Ergebnis verschiedenartig angestellten Versuchen sei hier ein am 15. Juni mit 18tägigen Keimpflanzen mit etwa 14 mm langem Hypokotyl angestellter besprochen. Die Versuchsergebnisse erhellen aus der Tab. 7, wo *h* Pflanzen bedeutet, denen auch die Hälfte des Hypokotyls,

Tabelle 7. Linum usitatissimum.

Beobachtungstag	Versuchsserie	Anzahl der Keimpflanzen	Achselknospen				Prozentzahl	
			$A > B$	$B > A$	$A = B$	ø	A	B
20. Juni	I. *h*	72	18	3	10	41	25,0	4,2
	I. *w*	90	23	12	10	45	25,5	13,3
22. Juni	I. *h*	74	31	36	7	ø	41,8	48,7
	I. *w*	86	24	53	9	ø	27,9	61,6
27. Juni	II. *h*	45	2	35	8	ø	4,4	77,8
	II. *w*	37	ø	28	9	ø	ø	75,7

w jene, denen bloß Wurzeln abgeschnitten wurden. Bei der I. Serie wurde gleichzeitig mit dieser Operation das Keimblatt und Epikotyl abgetragen (am 15. Juni), während an Pflanzen der II. Serie diese Grundoperation erst nach der Wurzelneubildung vorgenommen wurde.

Von besonderer Bedeutung ist die am 20. Juni angestellte Messung der I. Versuchsserie, wobei eine überwiegende Anzahl der Pflanzen die Achselknospe des amputierten Keimblattes aus Mangel an Wurzeln stärker entwickelt hat. Die Anzahl solcher Pflanzen übertrifft beinahe sechsmal die der normal reagierenden Exemplare, wenn auch noch das Hypokotylstück verkürzt, und etwa 1,9mal, wenn nur das Wurzelsystem abgetragen wurde. Das entgegengesetzte Verhalten zeigen dagegen Pflanzen, die sich nachträglich einwurzelten. Dies gilt sowohl von dieser I. Serie, wie aus nach einiger Zeit durchgeführter neuer Beobachtung folgt, als besonders auch von der II. Serie, die des Keimblattes und des Epikotyls erst nach vollständiger Wurzelneubildung beraubt wurde und deswegen ganz dem üblichen Leintypus entsprechend reagiert. Durch die starke Bewurzelung wurde sogar der Einfluß des vorgeschrittenen Entwicklungsstadiums verwischt.

5. Zusammenfassung.

I. Die korrelative Einwirkung der Keimblätter auf ihre Achselknospen unterliegt gewissen regelmäßigen Schwankungen unter dem Einfluß von inneren bzw. äußeren Bedingungen. Bei der üblichen experimentellen Behandlung verraten epigäische Keimblätter, auf die sich vorliegende Arbeit bezieht, ein artverschiedenes Verhalten.

II. Während sich einige von den geprüften Arten dem gesetzmäßigen Verhalten der Erbsenkeimlinge nähern (z. B. Lupinus, Phaseolus vulgaris, Helianthus), zeigen andere ein entgegengesetztes Verhalten, das für die Pflanzen mit kleinen, oft noch heranwachsenden und assimilierenden epigäischen Keimblättern als Norm zu gelten scheint.

III. Aber auch Keimlinge, die ganz regelmäßig der Erbse entgegengesetzt reagieren, wie z. B. Linum, werden in der Wachstumsbeziehung beider miteinander konkurrierender Kotylartriebe stark von verschiedenen Faktoren (Wasserzufuhr, Wachstumshemmung der Keimblätter, Verhindern der Bewurzelung) beeinflußt.

IV. Von hervorragender Bedeutung für das Wachstumsverhältnis der Kotylartriebe ist das Entwicklungsstadium der Pflanzen, in dem sie des Keimblattes und des Epikotyls beraubt werden.

V. Ältere bereits ausgewachsene epigäische Keimblätter stimmen in ihrer, deutlich hemmenden Einwirkung auf die Kotylartriebe mit den hypogäischen Keimblättern der Erbse überein, während junge noch stark heranwachsende Kotyledonen das Wachstum eigener Achseltriebe für gewöhnlich stark begünstigen.

VI. Somit ist die korrelative Wirkung der Keimblätter nicht an ihre bestimmte oder spezifische Natur ursächlich geknüpft, sondern hängt erheblich von ihrer in verschiedenen Entwicklungsphasen der Keimpflanze und unter verschiedenen Außenbedingungen variierenden inneren Beschaffenheit ab.

Es ist mir eine angenehme Pflicht, dem Herrn Prof. Dr. R. Dostál für sein der Arbeit gewidmetes Interesse und vielseitige Hilfe meinen besten Dank ausdrücken zu können.

Brno, Botanisches Institut der tierärztlichen Hochschule.

Juli 1929.

Literatur.

Berthold, G., Untersuchungen zur Physiologie der pflanzlichen Organisation, 1904, II, 1, S. 206.

Dostál, R., Korelační vztahy u klíčních rostlin Papilionaceí. Rozpr. Čes. Akad. 17, 1908, S. 1.

— Die Korrelationsbeziehung zwischen dem Blatt und seiner Axillarknospe. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 27, 1909, S. 547.

— Über die wachstumsregulierende Wirkung des Laubblattes. Acta Soc. sc. nat. Moravicae, 3, 1926, S. 83.

Goebel, K., Beiträge zur Morphologie und Physiologie des Blattes. Bot. Zeitung 38, 1880, S. 803.

Kahane, O., Ein Beitrag zur Analyse der Lichtwirkung auf die Polarität der Erbsenkeimlinge (Pisum. sat.). Publ. biol. École vétér., Brno, 6, 1927, S. 325. (Tschech. m. deutsch. Zusammenfassung.)

Klein, G., Étude de la corrélation entre le cotylédon et son bourgeon axillaire à l'egard des conditions internes. Ebenda 5, 1926, S. 269.

Kořínek, J., Sur les corrélations entre le cotylédon et son bourgeon axillaire. Public. de la faculté des sc. de l'université Masaryk, Brno, 1922, 16. (Tschech. m. franz. Zusammenfassung.)

— Autoreferate. Archiv für Entwicklungsmechanik d. Org., 52, 1923, S. 677.

Nordhausen, M., Über die Wechselbeziehung zwischen Infloreszenzknospe und Gestalt des Stützblattes bei einigen Weiden-Arten. Ber. d. deutsch. Bot. Ges. 28, 1910, S. 207.

Sandt, W., Zur Kenntnis der Beiknospen. Zugleich ein Beitrag zum Korrelationsproblem. Bot. Abhandl. 1925, H. 7, S. 115.

Václavík, O., Étude sur les conditions de la corrélation entre le cotylédon et son bourgeon axillaire dans le pois. Publ. biol. École vétér., Brno, 2, 1924, S. 225. (Tschech. m. franz. Zusammenfassung.)

Weiskopf, B., Sur les conditions corrélatives de la croissance en longueur des bourgeons chez quelques Papilionacées en voie de germination. Ebenda 6, 1927, S. 67. (Tschech. m. franz. Zusammenfassung.)

Ergänzungsvorgänge an längsgespaltenen Stämmen von Mirabilis Jalapa[1].

Von **Ljuba Mirskaja.**

Mit 10 Abbildungen im Text.

Bei der Durchführung meiner Arbeit: „Veränderung an Pflanzen, hervorgerufen durch Entfernung der Blüten“[2], bei der als Versuchsobjekt auch Mirabilis Jalapa verwendet wurde, fiel mir das besonders starke Ergänzungsvermögen des Stammes dieser Pflanze auf

Küster[3] erwähnt in der „Pathologischen Pflanzenanatomie“ (S. 181) die Ergänzungsfähigkeit von Geweben längsgespaltener Achsenteile: „Ebenso vollkommen (wie bei der Wurzel[4]) geht die Restitution gespaltener Achsen vor sich; Kny sah nach der Spaltung der Triebe von Salix, Aristolochia, Lonicera, Sambucus u. v. a. aus Mark, Kambium und Rinde ein Wundgewebe entstehen, in welchem sich ein neues Kambium bildete; dieses fand beiderseits den Anschluß an das der normalen Leitbündel und produzierte wie dieses nach innen Xylem-, nach außen Phloemelemente. Die Fähigkeit zur Ergänzung des zerstörten Zentralzylinders ist offenbar weit oder allgemein verbreitet.“ Hier wird aber nichts über die Art des Wundgewebes gesagt. Karzels[5]) Abhandlung: „Untersuchungen über die Regeneration von Sproßspitzen“ enthält eine Beschreibung der anatomischen Verhältnisse der wiederhergestellten Sproßhälften nach der Längsspaltung.

1) Ein Auszug dieser Arbeit erscheint unter dem Titel: Mitteilungen aus der biologischen Versuchsanstalt der Akademie der Wissenschaften in Wien (Botanische Abteilung, Vorstand L. Portheim). Ergänzungsvorgänge an längsgespaltenen Stämmen von Mirabilis Jalapa von Ljuba Mirskaja (Vorläufige Mitteilung) im akademischen Anzeiger 1929, Nr. 16.

2) Mirskaja, L., „Veränderungen an Pflanzen, hervorgerufen durch Entfernung der Blüten.“ Österr. bot. Zeitschr., Nr. 4—6, 1926. S. 85—95.

3) Küster, E., Pathologische Pflanzenanatomie, 3. Aufl. 1925, S. 181.

4) Von mir eingefügt.

5) Karzel, R., Untersuchungen über die Regeneration von Sproßspitzen. Jahrb. f. wiss. Bot. 63, H. 1, 1924, S. 123, 125.

Diesen Vorgang der Gewebsergänzung der längsgespaltenen Stammachsen vom Beginn an habe ich aber nirgends verfolgt und beschrieben finden können. Aus den oben zitierten Angaben ist nicht zu ersehen, ob es sich bei der Stammachse um Regeneration oder Restitution handelt.

Ich habe nun an längsgespaltenen Mirabilis-Stammachsen den Ergänzungsvorgang von Anfang an beobachtet. Zu diesem Zwecke wurden am 5. April 1927 Samen von Mirabilis Jalapa angebaut und dann in Töpfe versetzt. Am 31. Mai 1927 wurde eine größere Menge von Pflänzchen, die 4—5 Internodien entwickelt hatten und dementsprechend 4—5 Blattpaare besaßen, der Länge nach gespalten. Die Spaltung ging bis zur Hälfte des untersten Internodiums. So hatten beide Teile einer gespaltenen Pflanze die Wurzel, eventuell die Knolle und den unteren Teil des ersten Internodiums gemeinsam. Es wurden nur die Pflanzen zum Versuch verwendet, die durch den Schnitt in zwei fast ganz gleiche Teile zerlegt worden waren. Jeder Teil wurde mit Bast an ein Stäbchen angebunden. Von den operierten 40 Pflanzen besaßen 15 Stück 5 Internodien und 25 Stück 4 Internodien. Nach der Operation kamen die Versuchspflanzen ins Glashaus, wo sie unter dem Parapet zusammen mit den Kontrollpflanzen aufgestellt wurden. Sie wurden zwei- bis dreimal täglich mit dem Zerstäuber bespritzt, um das Welken zu verhindern. Sie blieben 10 Tage im Glashaus, während dieser Zeit war an den Schnittflächen gar keine Veränderung festzustellen. Dann wurden die operierten Pflanzen ebenso wie die Kontrollpflanzen mit den Töpfen ins Gartenbeet versenkt. Im Freien zeigte sich nun nach weiteren 10 Tagen eine Bräunung der Schnittfläche der behandelten Pfanzen. Während der ganzen Versuchsführung ging keine einzige Versuchspflanze zugrunde.

24 Stunden nach der Operation wurde mit der regelmäßigen mikroskopischen Untersuchung einzelner Versuchspflanzen begonnen. Die Stammteile wurden in die einzelnen Internodien zerlegt und vom frischen Material mit dem Mikrotom Quer- und Längsschnitte angefertigt. Am brauchbarsten für die Untersuchung erwiesen sich die Querschnitte. Von jedem Internodium wurden mit Mucicarmin gefärbte Schnitte von der Basis, der Mitte und vom Apicalpol verwendet. 68 Stunden nach der Operation waren Zellteilungen deutlich zu sehen. Die Schnitte wurden mit solchen von gleichaltrigen Kontrollpflanzen und von der analogen Partie verglichen.

Eine kurze Beschreibung des Baues des ersten Internodiums einer Kontrollpflanze zur Zeit der Operation soll der Beschreibung der anatomischen Verhältnisse bei den operierten Pflanzen vorangehen. Im

ganzen entspricht der Bau den Darstellungen A. de Barys[1]). Der größte Teil des Querschnittes wird durch das großmaschige Mark ausgefüllt. In der Mitte desselben liegen die Spurstränge, peripheriewärts 15 markständige Gefäßbündel. Weiter nach außen befindet sich der zu dieser Zeit schon ausgebildete dichte Holzring, vom Kambium umgeben. Den Abschluß bildet das Rindengewebe.

Der Schnitt ging bei den behandelten Pflanzen fast immer durch die Mitte des Markes, wobei öfters das eine oder das andere Gefäßbündel angeschnitten oder nur gestreift war.

Die erste Beschreibung der operierten Pflanzen beginnt mit der Pflanze Nr. 8 mit 5 Internodien, 68 Stnnden nach der Operation.

In allen 5 Internodien sind die Membranen der angeschnittenen Zellen unverändert, die Sudan-Glyzerinprobe war negativ. In der der Schnittfläche anliegenden ersten Reihe hat sich bei den meisten parenchymatischen Elementen eine Längswand gebildet. In der zweiten Reihe sind für gewöhnlich ein bis zwei, in manchen Zellen drei, in einigen Fällen sogar vier Längswände zu sehen. In der vierten Reihe finden sich Zellen, die nicht selten drei Längswände aufweisen. Bis in die siebente Zellreihe, von der Schnittfläche aus gerechnet, sind neugebildete Zellwände festzustellen. Einige Längswände sind parallel zur Schnittfläche orientiert; in vielen Fällen stehen sie in einem Winkel, manchmal sogar senkrecht zur Wundfläche. Zellen, die in der Nähe eines Gefäßbündels oder zwischen zwei benachbarten Gefäßbündeln liegen, weisen die größte Zahl sowie die am stärksten ausgebildeten Längswände auf. Im Holzring und im Rindenparenchym sind noch keine Veränderungen zu verzeichnen.

Von Interesse ist das mikroskopische Bild eines Querschnittes durch den nicht direkt verletzten Teil des unteren Stückes des ersten Internodiums, im Vergleich mit einer ungefähr gleichen Stelle einer Kontrollpflanze; bei der letzteren ist nur hie und da in einer Zelle des Markes eine Längswand zu sehen, bei dem ersteren haben fast alle Markzellen des Querschnittes Längswände gebildet.

Groß ist die Differenz im Vergleich mit dem vorher Beschriebenen bei Objekten 82 Stunden nach der Operation. Die Zellen, mit Ausnahme der ersten den angeschnittenen Zellen anliegenden Reihe, haben sich in der Richtung zur Schnittfläche stark gestreckt. In vielen Fällen sind 6 und 7 Längswände vorhanden, die sich fast alle parallel zur

1) De Bary, A., „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phaneorgamen und Farne.“ 1877, S. 615.

Schnittfläche eingestellt haben (Fig. 1), so daß man bei einem Blick auf diesen Teil des Querschnittes den Eindruck eines Kambiums gewinnt. Weiter nach innen ist diese intensive Wandbildung in den Zellen nicht fortgeschritten. Sie beschränkt sich auch hier auf die siebente Reihe. Das normale, der Wundfläche anliegende Kambium, ist in vermehrter Tätigkeit.

Jetzt wird zum erstenmal die Teilung des an die Wundfläche angrenzenden Rindenparenchyms bis auf die kollenchymatischen Elemente sichtbar.

Ist ein Gefäßbündel durchschnitten, oder grenzt ein solches an die Schnittfläche, so treten sehr charakteristische Erscheinungen zutage.

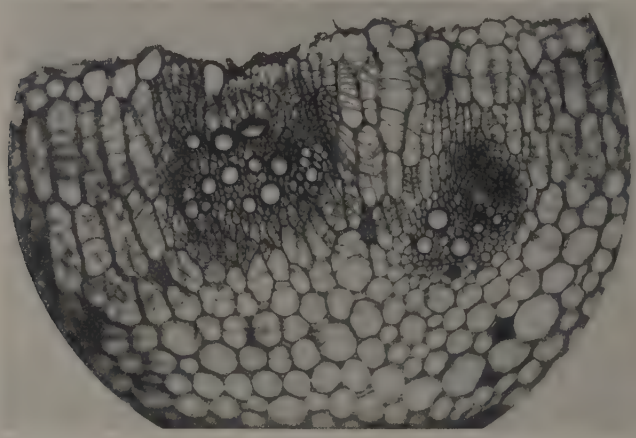


Fig. 1. Querschnitt durch das 4. Internodium einer Versuchspflanze, 82 Stunden nach der Operation. Die Längswandbildung geht bis in die siebente Zellreihe von der Schnittfläche an gerechnet. Die neugebildeten Wände sind fast alle in paralleler Stellung zur Wandfläche. Die größte Zahl der Längswände ist in den Zellen um das Gefäßbündel zu sehen. Vergr. ca. 70 fach.

Im ersten Fall, wenn nach Abtrennung eines Teiles des Gefäßbündels, nur die Xylemelemente zurückgeblieben sind, sind an den Gefäßen keine Veränderungen wahrzunehmen. Die lebenden Teile des durchschnittenen Gefäßbündels strecken sich und die Gefäße als auch die Schnittfläche werden vorgeschoben. Im zweiten Fall, oder wenn ein Gefäßbündel in die von Teilungen betroffene Zone zu liegen kommt, tritt eine Auseinanderzerrung des Bündels ein. Alle seine lebenden Teile zeigen eine Streckung, im Holzparenchym sind bereits einige Längswände ausgebildet.

In 9 Stunden älteren Objekten (d. i. 91 Stunden nach der Operation) ist das Netz der Längswände in der Teilungszone noch dichter geworden.

Nunmehr sind alle Zellwände in paralleler Stellung zur Wundfläche. Am deutlichsten ist dies in den Zellen in der Umgebung des Gefäßbündels zu beobachten. Man gewinnt den Eindruck, als ob diese Einstellung der Längswände von den Gefäßbündeln induziert würde. Die Teilungen im Rindenparenchym sind vermehrt. Zu dieser Zeit sind im Querschnitte des übrigen Markes der beiden Spalthälften Zellen mit einer, zwei und selbst mit drei ausgebildeten Längswänden keine Seltenheit. Der Stärkegehalt der Zellen, die sich in der Teilungszone befinden, sowie der an sie angrenzenden Zellen, ist bedeutend geringer geworden.

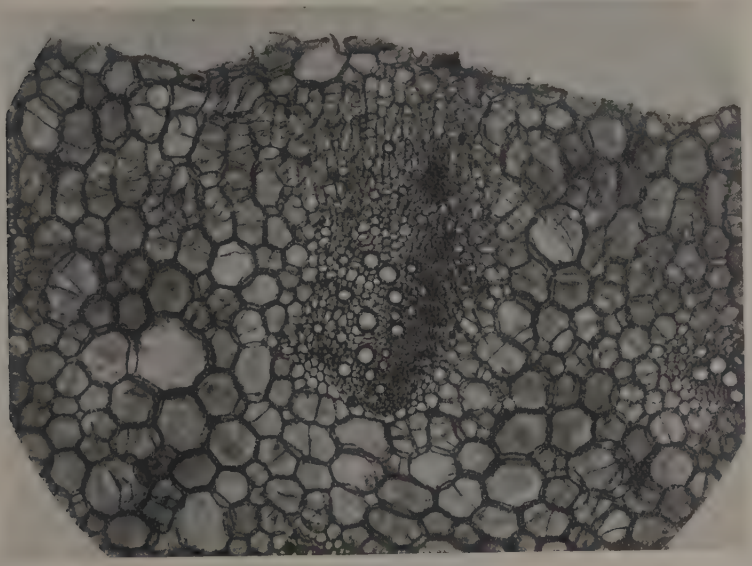


Fig. 2. Querschnitt durch das 2. Internodium der Versuchspflanze Nr. 10, 91 Stunden nach der Operation. Es ist die weitgehende Auseinanderzerrung eines Gefäßbündels in der Teilungszone zu sehen. Vergr. ca. 40 fach.

Besonders eigenartig ist das Bild eines Gefäßbündels des zweiten Internodiums der Versuchspflanze Nr. 10 (Fig. 2), die zu diesem Zeitpunkt untersucht wurde. Es lag zum Teil in der Teilungszone. Das Kambium hat sich bis zur Schnittfläche ausgedehnt. Bei einem normalen Gefäßbündel betragen die Abstände zwischen den einzelnen Gefäßen eines Bündels höchstens 2 Zellen, in diesem Fall 3—4 Zellen, außerdem ist jede dieser Zellen stark gestreckt. In der Fortsetzung dieses Gefäßbündels bis zur Schnittfläche sind die Zellen, zum Unterschied von den seitlich angrenzenden Zellen, klein und rundlich. In

ihrem Aussehen weichen sie auch von den Parenchymteilen des Gefäßbündels ab, letztere sind vier- oder ausgesprochen sechseckig. Der Xylemteil ist so weit ausgebreitet, daß drei Gefäße seitlich außerhalb des Phloemteiles liegen. In der Nähe der Schnittfläche befinden sich, ein Dreieck bildend, drei Gefäße. Ob es sich hier um neu angelegte Gefäße, oder um eine so weitgehende Auseinanderzerrung des Gefäßbündels handelt, ist mit Sicherheit nicht festzustellen. Manches spricht für das erstere: erstens der große Abstand dieser Gefäße vom ganzen Bündel, zweitens ist in einem Schnitt vom dritten Internodium fast an derselben Stelle ein neu gebildetes Gefäß vorhanden.

Merkliche Unterschiede gegenüber den vorherigen Verhältnissen zeigte die operierte Pflanze Nr. 15, die am 7. Juni 1927 (7 Tage nach der Operation) untersucht worden ist. Das, in der verletzten Partie im Markteil neu entstandene meristematische Gewebe, hat den Holzring überbrückt und Anschluß an das normale Kambium gefunden. Es hat sich mit dem Meristem, das sich im Rindenparenchym gebildet hatte, vereinigt. Es ist ein einheitlicher Meristemstreifen in der Nähe der Wundfläche entstanden.

Bei einer operierten Pflanze, welche 36 Stunden jünger war als das Versuchsobjekt Nr. 15, zeigt das Mark an der verwundeten Seite eine Vorwölbung gegenüber dem peripheren Holzring und dem Rindengewebe. Bei der oben genannten Versuchspflanze Nr. 15 ist dieser Unterschied fast ausgeglichen, indem es durch die Wachstumstätigkeit des neuen Meristems zu einer Annäherung an die anfängliche Stammform kommt.

Zur Illustration, mit welcher Geschwindigkeit die Zellteilungen und das Wachstum in der Teilungszone vor sich gehen, sollen die Dimensionen dieser Zonen von Objekten 91 Stunden nach der Operation und von 7 Tage alten Objekten angeführt werden.

Bei den ersteren betrug die Teilungszone samt der Neubildung 730 μ, bei letzteren 1145 μ, in ungefähr 3 Tagen eine Neubildung von 415 μ.

Wie schon erwähnt, kamen die Versuchspflanzen am 9. Juni 1927 ins Freie. Die Versuchspflanze Nr. 19 (Fig. 3) ist am 12. Juni untersucht worden.

Veränderungen an den Zellwänden der Schnittfläche, im Gegensatz zu den bis dahin im Glashaus kultivierten, sind an Präparaten von dieser Pflanze schon feststellbar. Mucicarmin färbt Zellulosemembranen schön rot. Bei allen bis jetzt untersuchten, operierten Pflanzen hat sich die ganze Bildungszone mit Mucicarmin gut gefärbt; bei diesem

Objekt, das 3 Tage im Garten war, ist nach der Färbung der äußere Teil der verletzten Seite untingiert geblieben. Die ungefärbt gebliebenen Zellen zeigen eine Bräunung der Zellmembranen und geben die Sudan-Glyzerinreaktion. Von der Bräunung sind einige Zellreihen betroffen.

An der unverletzten Seite der Internodien hat die Bildung des neuen Zuwachsringes begonnen. Wie bekannt, gehört das Dickenwachs-

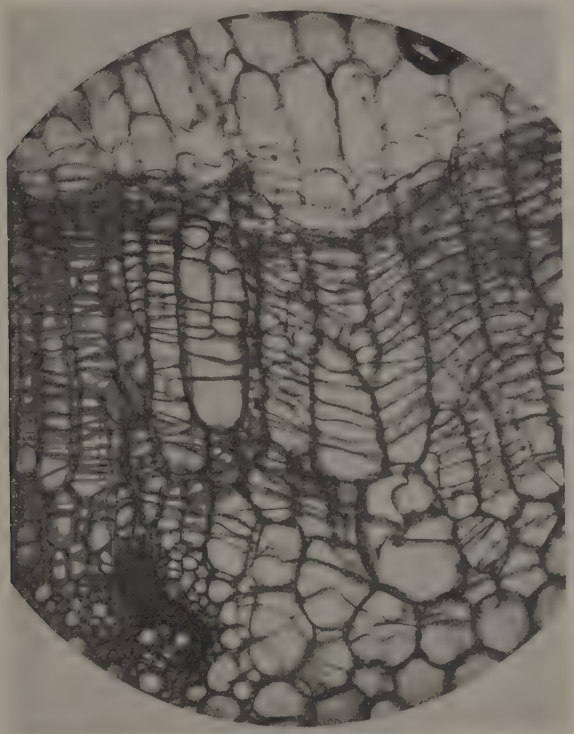


Fig. 3. Querschnitt durch das 3. Internodium der Versuchspflanze Nr. 19, 12 Tage nach der Operation. Nach dreitägigem Aufenthalte im Garten ist der Chemismus der Membranen der äußersten Zellen verändert, was sich in der Unfärbbarkeit der Zellmembranen durch Mucicarmin äußert. Die starke Tätigkeit des neuen Meristems ist an den vermehrten Zellbildungen zu sehen. Vergr. ca. 110 fach.

tum des Stammes von Mirabilis Jalapa zu den anormalen Fällen[1]). Es erfolgt durch einen Zuwachsring, welcher aus regelmäßig radialgereihten, relativ engen Elementen besteht; und zwar einerseits aus einer von sklerotischen, gestreckten Zellen gebildeten Grundmasse (Zwischen-

1) De Bary, A., „Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane der Phanerogamen und Farne". 1877, S. 607, 616.

gewebe nach Solereder[1]), andererseits aus Gefäßbündeln. An der unverletzten Seite ist die Grundmasse des Zuwachsringes schon fast ausgebildet, auch einige Gefäße sind schon vorhanden. An der verletzten Seite ist eine Zone von engeren Elementen deutlich wahrzunehmen, an manchen Stellen auch Gefäße. Besonders treten Gruppen isodiametrischer Zellen, die konzentrisch angeordnet sind, hervor. Sie sind an der verletzten sowie auf der intakten Seite zu sehen. Das sind die

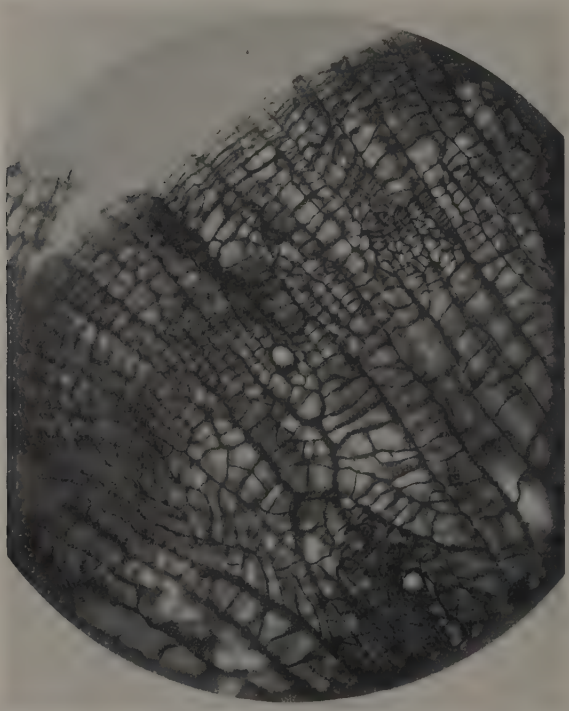


Fig. 4. Querschnitt durch das 1. Internodium der Versuchspflanze Nr. 20, 18 Tage nach der Operation. Die Ausbildung des ersten Zuwachsringes, wie auch der neuen Gefäße, ist deutlich zu sehen. Vergr. ca. 100 fach.

Stellen, aus denen sich, wie später auseinandergesetzt werden wird, die Gefäßbündel herausdifferenzieren.

Die Versuchspflanze Nr. 20 war zur Zeit der Spaltung sehr zart im Vergleich mit den anderen operierten Pflanzen. Sie hatte vier Internodien. Die Anfertigung der Querschnitte erfolgte am 18. Juni 1927 (18 Tage nach der Operation). Zum Unterschied von allen bis jetzt

1) Solereder, H., „Systematische Anatomie der Dycotyledonen". 1899, S. 729.

untersuchten Versuchspflanzen hat der Anschluß des neu gebildeten Kambiums an das normale und das in der Rinde gebildete, im ersten Internodium hier nur auf der einen Seite stattgefunden. Schon makroskopisch ist dies an den Querschnitten zu sehen, denn an dieser Stelle des Holzringes ist der neue Zuwachs ausgeblieben. Was aber die Teilungszone anbetrifft, so ist die Entwicklung hier genau so wie bei den vorher besprochenen Objekten vor sich gegangen. Die Grundmasse des Zuwachsringes ist schon ausgebildet und Gefäße sind auch schon vorhanden (Fig. 4).

Bei der oben besprochenen Pflanze sind an drei Stellen des Querschnittes, an der verletzten Seite in der Teilungszone aus jeder der zentralgelegenen Zellen der früher erwähnten Gruppen die ersten Gefäße entstanden, was die bei der Besprechung der Versuchspflanze Nr. 19 ausgesprochene Ansicht bestätigt.

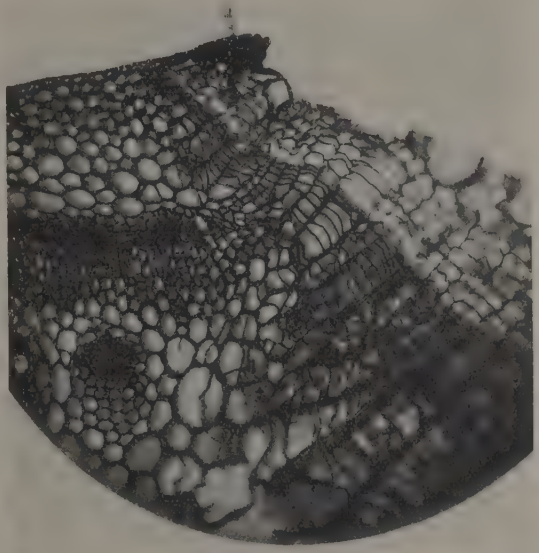


Fig. 5. Querschnitt durch das 3. Internodium der Versuchspflanze Nr. 20. Hier tritt deutlich hervor, daß die Elemente des Holzringes an der Bildung des Kambiumstreifens nicht teilgenommen haben, sondern daß es durch Querteilungen im meristematischem Gewebe, das sich im Markteil gebildet hat, zu einer Überbrückung der Holzteile gekommen ist. Vergr. ca. 110 fach.

Besonders deutlich und schön ist die Ausbildung des einheitlichen Kambiumstreifens bei der operierten Pflanze Nr. 20 im dritten Internodium. Weiter tritt klar hervor, daß die sklerenchymatischen Teile des Zuwachsringes an seiner Bildung nicht teilgenommen haben, sondern daß es durch Querteilungen im meristematischen Gewebe, das sich im Markteil gebildet hat, zu einer Überbrückung des Holzteiles gekommen ist (Fig. 5).

Von nun an wurde von den Versuchsreihen nur mehr jeden 5. Tag eine Pflanze untersucht. In den weiteren 5 und 10 Tagen ist bei den nun untersuchten zwei Versuchspflanzen nur die weitere Ausbildung

des Zuwachsringes vor sich gegangen. Es wäre noch zu bemerken, daß die Ausbildung des Zuwachsringes an der unverletzten Seite etwas früher zustande kam. Die nächste Pflanze wurde am 7. Juli untersucht. Der neue Zuwachsring ist jetzt an der verletzten Seite schon ganz ausgebildet, die Bildung des nächsten schon fortgeschritten. Vergleicht man die Elemente des Zuwachsringes auf der intakten und der restituierten Seite, so fällt es auf, daß die Zellen des Zuwachsringes in dem restituierten Teil etwas weitlumiger und die Zellwände an der intakten Seite bedeutend stärker sind. Die Gefäßlumina aber sind an der regenerierten Partie enger und die Gefäße geringer in der Zahl. An der wiederhergestellten Seite ist zwischen den nach außen liegenden verkorkten Zellen und dem Kambiumring ein ungefähr 18—20 Zellreihen breiter Streifen von tafelförmigen und auch fast runden Zellen vorhanden; hier befindet sich eine auffällig große Zahl von Kalziumoxalatraphiden. Ob dies mit dem viel stärkeren Stoffverbrauch an dieser Stelle im Zusammenhang steht, wurde nicht weiter geprüft. Bei allen weiter untersuchten, operierten Pflanzen ist das gleiche Dickenwachstum durch Zuwachsringe sowohl auf der intakten, wie auf der wiederhergestellten Seite zu beobachten. Eigenartig fällt aber auf den beiden Seiten der Querschnitte die Phlorogluzin-Salzsäure-Reaktion aus: z. B. bei der gespaltenen Pflanze Nr. 39 (1 Monat 12 Tage nach der Operation). Sie ist am 12. Juli dieser Probe unterzogen worden. Das erste Internodium der intakten Seite hatte drei vollständig ausgebildete Zuwachsringe, auf der restituierten waren es dementsprechend zwei. Nach Behandlung mit Phlorogluzin-Salzsäure färbten sich alle Gefäße der unverletzten Seite, fast alle Zellen im ersten und zweiten Ringe und die Zellen im dritten, jüngsten, nur an mehreren Stellen ganz rot. An der restituierten Seite sind nur die Gefäße von der Rotfärbung betroffen.

Der Unterschied in der Verholzung der Zuwachsringe auf den beiden Seiten der Spaltprodukte der operierten Pflanzen ist noch an Objekten, die 3 Monate nach der Operation untersucht worden sind, zu sehen. Die Zellen der Zuwachsringe werden allmählich auch auf der wiederhergestellten Seite verdickt und verholzt, aber immer noch ist die Verholzung an der intakten Seite eine bedeutend stärkere. Sehr instruktiv sind in dieser Hinsicht die medianen Längsschnitte des ersten Internodiums der Versuchspflanze Nr. 9, die am 20. August konserviert wurde (2 Monate 20 Tage nach der Operation). Sie sind nach Einbettungen in Paraffin und Zerlegung in Serienschnitte einer Doppelfärbung mit Safranin und Gentianaviolett unterzogen worden. Nach

Einwirkung von Gentianaviolett[1]) haben sich alle verholzten Membranen violett tingiert, was nicht verholzt war, blieb rot. Schon makroskopisch ist an den Präparaten zu sehen, daß die violett gefärbten Teile auf beiden Seiten der Längsschnitte nicht gleich groß sind und sich auch in der Anzahl unterscheiden. Bei der mikroskopischen Betrachtung sieht man genau, daß es die weniger verholzte, die wiederhergestellte Seite des Internodiums ist, deren Zuwachsringe noch nicht alle sklerenchymatisch sind.

Bis jetzt wurde bei den einzelnen untersuchten gespaltenen Pflanzen nur die Ausbildung des Kambiums und der Zuwachsringe erörtert. Nun soll eine Beschreibung der Rinde im wiederhergestellten Teil folgen. Schon bei der früher besprochenen Versuchspflanze Nr. 20 wurde bemerkt, daß zwischen dem Kambium und den verkorkten Zellen des äußersten Teiles der verletzten Seite ein 18—20 Zellreihen starker Gewebestreifen von runden und tafelförmigen Zellen liegt. Er ist ein Produkt des Kambiumringes. Nun ist bei den Versuchspflanzen Nr. 35 und 37, die am 20. Juli und 27. Juli 1927 (1 Monat 20 Tage und 1 Monat 27 Tage nach der Operation) in Querschnitte zerlegt worden sind, aus dem bei der Versuchspflanze Nr. 20 beschriebenen entsprechenden Gewebsstreifen eine Rinde entstanden, wie aus der Fig. 6 zu ersehen ist. Links auf der Abbildung ist ein Teil der normalen Rinde und anschließend die regenerierte

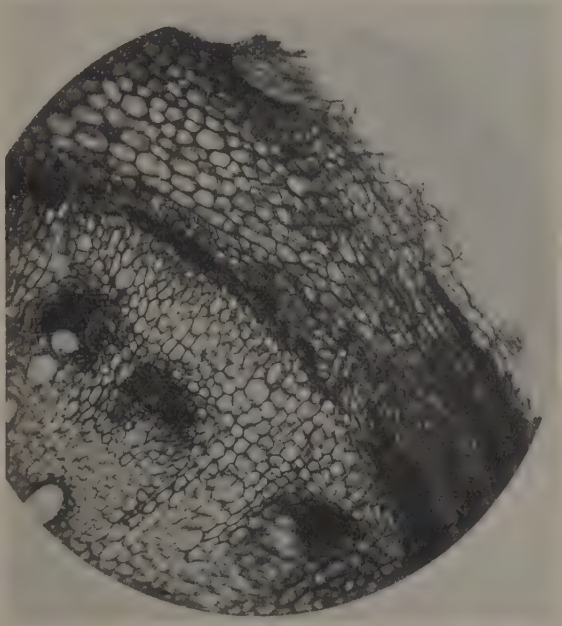


Fig. 6. Querschnitt durch das 4. Internodium der Versuchspflanze Nr. 35. Links ist ein Teil der normalen Rinde, anschließend das wiederhergestellte Rindengewebe zu sehen. Vergr. ca. 80 fach.

1) Kisser, J., Leitfaden der botanischen Mikrotechnik. Verl. G. Fischer, Jena 1926, S. 105.

wahrzunehmen. Beide Gewebe sehen fast gleich aus, nur sind die Zellen des letzteren etwas kleiner und hier und da in die Länge gezogen. Epidermis ist keine vorhanden; die verkorkten Zellen, die sich beim Aufenthalt im Garten schon nach 3 Tagen gebildet haben, treten wohl an ihre Stelle.

Ein Spezialfall beim fünften Internodium der Versuchspflanze Nr. 16 (2 Monate 15 Tage nach der Operation) ist auch erwähnenswert (Fig. 7).

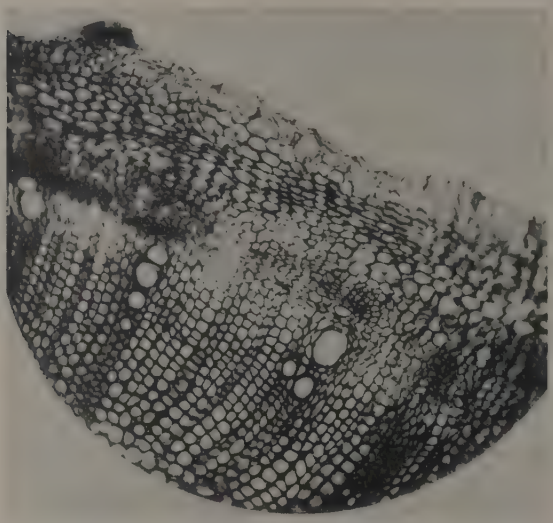


Fig. 7. Querschnitt durch das 5. Internodium der Versuchspflanze Nr. 16, 2 Monate 15 Tage nach der Operation. Bei der Spaltung ist bei diesem Internodium die Rinde und ein kleiner Teil des Markes durch den Schnitt abgetragen worden. (Das Internodium war zur Zeit der Operation noch wenig entwickelt.) Die Rinde ist jetzt wieder hergestellt.

Bei der Spaltung scheint bei diesem Internodium (es war zur Zeit der Operation wenig entwikkelt) die Rinde und ein kleiner Teil des Markes durch den Schnitt abgetragen worden zu sein. Jetzt ist die Rinde wieder ganz hergestellt; sie ist von der normalen durch die engmaschigeren Zellen zu unterscheiden. Wie aus den Schnitten hervorgeht, ist sie vom meristematischen Gewebe, das sich in der jugendlichen, verletzten Rinde gebildet hatte, produziert worden. Was die Epidermis anbetrifft, so ist sie auch hier durch eine Reihe verkorkter Zellen, die als brauner Streifen erscheinen, vertreten.

Das Rindenparenchym von Mirabilis Jalapa ist chlorophyllhaltig; in der wiederhergestellten Rinde wurde Chlorophyll nie bemerkt.

Bei der überwiegend größten Anzahl der untersuchten operierten Pflanzen ging die Ergänzung in allen Internodien der gespaltenen Stammachsen in der früher dargestellten Weise vor sich. Eine augenfällige Ausnahme bildeten die Versuchspflanzen Nr. 9, Nr. 17 und Nr. 23. Die Untersuchung der ersten zwei fand zu Ende des 3. Monats nach der Operation, der dritten 3 Monate 2 Tage nach der Spaltung statt. Makro-

skopisch sind auf Stammquerschnitten von der Versuchspflanze Nr. 9 schon zwei tiefe Spalten zu sehen. Bei den Versuchspflanzen Nr. 17 und 23 war je ein Spalt wahrzunehmen. Bei der mikroskopischen Betrachtung wird es deutlich, daß das eine Rinne ist, die von der regenerierten Stammoberfläche bis zum ersten Holzring geht, der zur Zeit der Spaltung bei allen zum Versuch verwendeten Pflanzen schon ausgebildet war. Diese Rinne ist durch das Ausbleiben von Neubildungen über dem Holzring zustande gekommen. In den früheren Darstellungen wurde schon darauf hingewiesen, daß das einheitliche, produktionsfähige meristematische Gewebe, welches die Restitution des Gewebes des Stammes besorgt, in der Teilungszone entsteht, die sich nach der Operation im Mark und in der Rinde bildet. Der Holzring ist an seiner Bildung nicht beteiligt. Der Zusammenschluß der getrennten Teile kommt durch die Überbrückung der neugebildeten kambialen Elemente des Holzringes zustande, daß dies auch ausbleiben kann, wurde schon bei der 18 Tage nach der Operation untersuchten Versuchspflanze Nr. 20 beobachtet und an der betreffenden Stelle erörtert. Bei den oben genannten drei Versuchspflanzen ist dieser Fall besonders anschaulich, da zu dieser vorgeschrittenen Zeit alles deutlicher hervortritt. Wie aus Fig. 8 zu ersehen ist, fand an dem verwundeten Teil zu beiden Seiten des Holzringes die normale Bildung von Zuwachsringen statt, auch die Rinde ist wie bei den in normaler Weise regenerierten Fällen ausgebildet. Sie umgibt den von beiden Seiten des Holzringes wiederhergestellten Stammteil und setzt sich beiderseits in der Rinne bis zum ersten

Fig. 8. Querschnitt durch den Teil des Internodiums der Versuchspflanze Nr. 23, bei der die Überbrückung des Holzrings unterblieben ist und die dadurch gebildete Rinne (3 Monate 2 Tage nach der Operation). Vergr. ca. 30 fach.

Holzring fort. Eine starke Streckung der Markzellen in der Richtung zum Holzring in dem verletzten Teil und Teilungen in demselben sind bei allen drei Pflanzen noch deutlich zu sehen. Die Wundfläche des Holzringes ist nur bei der Versuchspflanze Nr. 17 (2 Monate 26 Tage nach der Operation) stark gebräunt, 7 Zellreihen sind von der Bräunung betroffen. Nirgends ist eine neugebildete Wand im Holzring festzustellen. Unser Fall spricht gegen die Ansicht von Schilling[1]) über die Fähigkeit der verholzten Membranen sich zu entholzen und Flächenveränderungen oder Teilungen aufzuweisen und stimmt überein mit der entgegengesetzten Anicht Warburgs und Schellenbergs[2]).

Die Untersuchung der Versuchspflanzen, welche noch in der zweiten Oktoberhälfte des Jahres 1927 im Garten waren, wurde bis zu diesem Termine fortgesetzt. Beide Teile der gespaltenen Pflanzen zeigten eine sehr üppige Entwicklung. Die Stengel haben sich in fast allen Fällen abgerundet, man hätte sie für ganz normale Stengelachsen halten können.

Fig. 9. Kontaktkopien von Querschnitten durch einen normalen Stamm a, und durch restituierte b, c, d und e. Stammachsen: a, b, c, d von einem 1. Internodium, e von einem 5.

Jeder Teil hatte nun das Aussehen einer normalen Pflanze, nur der gemeinsame, intakt gebliebene Teil des Internodiums verriet, daß dies Spaltprodukte einer Pflanze sind. Auch die in den Monaten August und September, sogar schon Ende Juni angefertigten Stammquerschnitte der Spaltprodukte, sind von denen der normalen kaum zu unterscheiden. Ihre Form ist, wie die der normalen, rund, in einigen Fällen oval. Wie sich aus der Untersuchung einiger solcher Stengelformen herausgestellt hat, kommt letztere in den Fällen zustande, bei denen durch die Operation mehr als die Hälfte des Markes abgetragen worden war. In der Fig. 9 sind einige Stammquerschnitte von gespaltenen Pflanzen und zum Vergleich auch ein Querschnitt von einer Kontrollpflanze, der am 5. Okt. angefertigt wurde, im Negativ in normaler Größe zu sehen. Es sind Kontaktkopien direkt von den Schnitten. Im intakten Teil er-

1) Schilling, E., Ein Beitrag zur Physiologie der Verholzung und des Wundreizes. Jahrb. f. wiss. Bot. 1923, **62**, 528.

2) Zitiert nach Schilling. l. c., S. 19.

scheinen die Gefäße und das sklerotische Gewebe als kontinuierliche weiße Streifen, im restituierten nur als Inseln.

Schließlich soll, nachdem bisher nur die Entwicklung des Regenerates beschrieben wurde, eine Beschreibung der anatomischen Verhältnisse im restituierten Stammteil nach vollständiger Wiederherstellung knapp vor dem Einziehen der oberirdischen Teile folgen. Am 10. Okt. (4 Monate 10 Tage nach der Operation) sind bei den untersuchten Versuchspflanzen 5 oder 6 Zuwachsringe ausgebildet. Die Zellen, mit Ausnahme der Gefäße, sind im restituierten Teil weitlumiger, die Wände aber schwächer verholzt; weitlumiger besonders im ersten Ring, der sich an den ersten im normalen Teil anschließt. Die Gefäße haben ein engeres Lumen und sind in geringerer Anzahl vorhanden (Fig. 10). Die Rinde ist von engmaschigeren Zellen als die der normalen gebildet. Sie ist von einer einige Zellreihen breiten, verkorkten Zellschicht umgeben. Die Markzellen, die sich in der Teilungszone befanden und sich nicht an der Bildung des meristematischen Gewebes beteiligt hatten, haben ihre Längsstreckung beibehalten. Die nach der Verletzung gebildeten Längswände unterscheiden sie von den Markzellen der intakten Seite. Bei den älteren Versuchspflanzen dienten mir immer diese Zellen dazu, um die restituierte Seite zu erkennen.

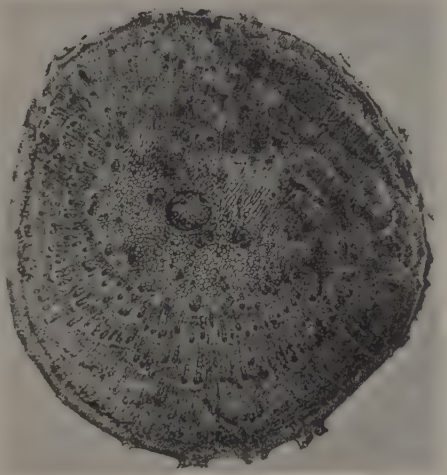


Fig. 10. Querschnitt durch das 2. Internodium einer Versuchspflanze, $2^1/_2$ Monate nach der Operation. Im intakten Teil sind in allen Zuwachsringen die Gefäße in größerer Zahl vorhanden als im restituierten. Vergr. ca. 7 fach.

Ich glaube den vorliegenden Fall der Ergänzung der gespaltenen Stammachsen von Mirabilis Jalapa als Restitution bezeichnen zu können. Er entspricht mit zwei kleinen Ausnahmen allen Forderungen, die die Definition von Küster[1]) an die Bezeichnung eines solchen Vorganges stellt. Der Stamm ist bis auf die Epidermis an der restituierten Seite vollständig ausgebildet. Die Ausbildung der Epidermis ist unter-

1) Küster, E., „Pathologische Pflanzenanatomie" 3. Aufl., 1925, S. 156.

blieben. Es ist möglich, daß die verkorkten Zellen, die nach außen die Rinde umgeben, den Transpirationsschutz übernehmen. Die zweite Ausnahme bezieht sich auf das Fehlen des Chlorophylls in dem restituierten Rindengewebe.

Im Anschluß an die in der Darstellung erwähnten Neubildungen von Zellmembranen, in von der Wundfläche entfernt gelegenen Zellen, und an die stärkere Ausbildung der neuen Zellwände in der Nähe der Gefäßbündel, ferner unter Bezug auf die auf S. 319 gemachte Bemerkung über den Einfluß der Gefäßbündel, bezüglich der Einstellung der neugebildeten Zellmembranen zur Wundfläche, soll die Frage der hormonalen Wirkungen zur Erörterung kommen. Nach Haberlandt[1]) kommen bei den höheren Pflanzen bei Verletzung zweierlei Teilungshormone in Betracht. Erstens die Teilungshormone, die vom Leptom gebildet werden, zweitens bestimmte Wundhormone. Auf ihre Wirkung sind wohl die starken Längswandbildungen in den der Schnittfläche angrenzenden Zellen, sowie in den in radialer Richtung weit von derselben entfernten Zellen, zurückzuführen; außerdem die vielen neugebildeten Querwände im intakt gebliebenen Teil des ersten Internodiums. Daraus wäre auf eine Leitung dieses Hormons in radialer und vertikaler Richtung zu schließen. Aus den Befunden der untersuchten Objekte ergibt sich die Möglichkeit, daß den Leptohormonen, außer ihrer Wirkung als Teilungshormon, noch eine regulatorische Wirkung auf eine bestimmte Einstellung der neugebildeten Längswände zukommt.

Zusammenfassung.

Der bis zur Hälfte des ersten Internodiums der Länge nach gespaltene Stamm von Mirabilis Jalapa-Pflänzchen, welche bereits vier bis fünf Blattpaare entwickelt hatten, zeigt ein besonders großes Ergänzungsvermögen. Der Vorgang der Gewebeergänzung wurde von Beginn an an Quer- und Längsschnitten verfolgt.

1) Haberlandt, G.: a) „Zur Physiologie der Zellteilung". Sitzungsb. d. Berl. Akad. d. Wiss., 1913, XVI u. 1914, XLVI.

b) „Wundhormone als Erreger von Zellteilungen". Beitr. z. allg. Bot., Bd. 2, 1921, S. 1.

c) „Über Zellteilungshormone und ihre Beziehungen zur Wundheilung, Befruchtung, Parthenogenesis und Adventivembryonie". Biol. Zentralbl., Bd. 42, 1922, S. 145.

Lamprecht, W.: Über die Kultur und Transplantation kleiner Blattstücke. Beitr. z. allg. Bot. 1, 1918, S. 353.

Nach 68 Stunden war der Chemismus der Membranen der angeschnittenen Zellen unverändert. In sieben Zellreihen von der Schnittfläche an, besonders in der ersten, haben sich neue Zellwände gebildet, die parallel in einem Winkel oder senkrecht zur Wundfläche orientiert waren. Die meisten Längswände wiesen die Markzellen in der Nähe der Gefäßbündel auf. Im Holzring und im Rindenparenchym war keine Veränderung wahrzunehmen. Im unverletzten Teil des ersten Internodiums entwickelten fast alle Markzellen des untersuchten Querschnittes Längswände, während in einem Präparat der entsprechenden Stelle einer Kontrollpflanze nur hier und da eine Zelle des Markes eine solche Membran aufwies.

Stärkere Unterschiede traten 82 Stunden nach der Operation auf. Die Zellen, mit Ausnahme der ersten, den angeschnittenen Zellen anliegenden Reihe, haben sich in der Richtung zur Schnittfläche stark gestreckt. In vielen Zellen sind 6—7 Längswände, fast alle parallel zur Schnittfläche, vorhanden. Die Teilung der Zellen des der Wundfläche angrenzenden Rindenparenchyms ist sichtbar. In durchschnittenen Gefäßbündeln bleiben die Gefäße unverändert, während sich die lebenden Teile strecken, was zu einer Verschiebung der Gefäße und der Schnittfläche führen kann. Im Holzparenchym sind bereits einige Längswände ausgebildet.

In weiteren 9 Stunden haben sich noch mehr Längswände gebildet, die alle parallel zur Wundfläche orientiert sind, am deutlichsten in der Umgebung der Gefäßbündel. Die Teilung im Rindenparenchym ist stärker. Der Stärkegehalt in und um den letzten Teil nimmt sehr ab. In diesem Stadium kommt es bereits zur Neuanlage von Gefäßen.

Später zeigte das Mark an der verwundeten Seite eine Vorwölbung gegen den peripheren Teil. Dies führt, wie sich an einer vor 7 Tagen operierten Pflanze zeigte, dazu, daß das neu entstandene meristematische Gewebe den verletzten Teil des Holzringes überbrückte und Anschluß an das normale Kambium sowie an das Meristem, das sich im Rindenparenchym bildete, gefunden hat. Es war ein Meristemstreifen in der Nähe der Wundfläche entstanden, dessen Tätigkeit zu einer Annäherung der neuen Stammform zur ursprünglichen führte. Während sich die ganze Bildungszone an den operierten im Glashaus kultivierten Pflanzen mit Mucicarmin rot färbte, blieben einige Zellreihen des äußersten Teiles der verletzten Partie ungefärbt, nachdem die Pflanzen 3 Tage im Freien weiter gezogen worden waren. Die Membranen dieser Zellen sind gebräunt und geben die Suberinreaktion.

Die Ausbildung des Zuwachsringes an dem unverletzten Teil kommt etwas früher zustande als an dem verletzten. Die Zellen sind an der restituierten Seite etwas weitlumiger, die Zellwände aber etwas schwächer ausgebildet als auf der intakten Seite. Die Gefäße des regenerierten Teiles haben engere Lumina als die der normalen Partie und es ist eine geringere Zahl von Gefäßen vorhanden. An der wiederhergestellten Seite befindet sich zwischen den nach außen liegenden, verkorkten Zellen und dem Kambiumring ein ca. 18—20 Zellreihen breiter Streifen von tafelförmigen und auch fast runden Zellen, die eine auffallend große Zahl von Kalziumoxalatraphiden enthalten. Ein Unterschied in der Verholzung der Zuwachsringe ist auf den beiden Seiten der Spaltprodukte noch 3 Monate nach der Operation wahrzunehmen. Die Zellen der Zuwachsringe werden allmählich auch auf der regenerierten Seite verdickt und verholzt, aber die Verholzung ist auf der intakten Seite immer noch eine bedeutend stärkere. Das Rindengewebe wird bis auf die Epidermis, an deren Stelle sich verkorkte Zellen gebildet haben, wiederhergestellt; die Zellen sind aber etwas kleiner als die der normalen Rinde und enthalten kein Chlorophyll.

Beide Teile der gespaltenen Pflanzen zeigten eine sehr üppige Entwicklung. Die Stengel sind meist abgerundet, einige zeigen eine ovale Form. Letzteres tritt ein, wenn bei der Operation mehr als die Hälfte des Markes abgetragen wurde.

Druck von Ant. Kämpfe, Jena.

Untersuchungen über die interkalare Wachstumszone an Glumifloren und dikotylen Blütenschäften.

Von **Karl Schmalfuß**, Halle.

Mit 7 Abbildungen im Text.

Seite
1. Einleitung 333
2. Vorbemerkungen 338
3. Untersuchungen 340
   a) Interkalares Wachstum durch Zellenvermehrung 343
   b) Interkalares Wachtum durch Streckung 351
   c) Die Gefäßbahnen in der interkalaren Wachtumszone 357
4. Zusammenfassung 364
5. Literaturverzeichnis 365

Einleitung.

Die Tatsache des interkalaren Wachstums ist seit langem bei vielen unterschiedlichen Pflanzen bekannt. Besonders sind es solche, deren Sproß deutlich in einzelne Glieder geschieden ist — ein typisches Beispiel bieten dafür die Halme der Gramineen —, oder knoten- und blattlose Blütenschäfte wie z. B. Armeria, Arnoseris, Taraxacum u. a. Maßgebend hierbei ist die Tatsache, daß zwischen fertiges Gewebe eine Zone eingeschaltet ist, die embryonalen Charakter trägt und längere Zeit in lebhaftem Wachstum begriffen bleibt, von der aus die Verlängerung des Internodiums vor sich geht. Diese Zone kann sowohl an der Spitze (Taraxacum) wie an der Basis (Gramineen) des wachsenden Gliedes liegen. Weil das Gewebe an diesen Stellen weich und meristematisch bleibt, so sind sie meist von Schutzscheiden umgeben, die diese Partien oft in hervorragender Weise vor äußeren Einwirkungen schützen; innerhalb der Scheide wächst das Internodium oder der Schaft in die Länge. Das interkalare Wachstum ist also ein ausgesprochenes Längenwachstum.

Die Bezeichnung „interkalares Wachtum“ (incrementum intercalare) findet sich zum ersten Mal bei Grisebach (7). Für ihn ist dieses nichts weiter als das Produkt einer zellenerzeugenden Zylinderscheibe embryonalen Gewebes. Bei seinen Untersuchungen an Astrantia major und Dianthus plumarius, an denen er Messungen von Epidermis- und Markzellen aus Basis, Mitte und Spitze vornahm, kam er zu dem Er-

gebnis, daß das Wachstum des Stengels nicht durch Entfaltung der vorhandenen, sondern allein durch Bildung neuer Zellen erfolge; denn alle Zellen, die er maß, zeigten im wesentlichen gleiche Dimensionen. Aber er hält keineswegs die Bildung neuer Zellen für die einzige Ursache der Entfaltung der Stengelglieder; Spezialuntersuchungen müßten diese Frage entscheiden. Er stellt es als wahrscheinlich hin, daß das Wachstum der Gramineen und Umbelliferen nach verschiedenen Gesetzen vor sich gehe.

Hofmeister (12) lehnt sich in seinen Auffassungen über das interkalare Wachstum im allgemeinen an Grisebach an. Er stellt in seinen Ausführungen auch die Behauptung auf, daß die Zellen der Basis jedes Internodiums längere Zeit, selbst dauernd kürzer bleiben als die des gleichartigen Gewebes des oberen Endes des nämlichen Stengelgliedes. Daß diese Zellen längere Zeit kürzer, d. h. meristematisch bleiben, ergibt sich aus den folgenden Untersuchungen als selbstverständlich; daß sie aber dauernd, d. h. im fertig ausgebildeten Zustand, kürzer bleiben sollen, konnte bei diesen Untersuchungen an keinem Objekte gefunden werden, eher das Gegenteil. Er macht auch weiterhin Angaben über die Lage der interkalaren Zone an der Basis oder an der Spitze von wachsenden Gliedern und erläutert den Zuwachs an dem Beispiel von Molinia coerulea.

Von diesen beiden Autoren, bei denen sich die ausführlichsten Angaben überhaupt finden, hat jedoch keiner genauere Messungen und Angaben über das interkalare Wachstum gemacht. Ihre Vorstellungen darüber waren nur sehr allgemeiner Natur und teilweise unklar.

Der erste, der sehr genaue Messungen, aber besonders an Dikotylen und nicht so sehr im Hinblick auf den hier erörterten Gegenstand vornahm, war Harting (11). Er maß vor allem die Längen von Mark-, Rinden- und Epidermiszellen aus verschiedenen Partien der Internodien von Tilia parvifolia, Humulus lupulus u. a. Er ist auf Grund seiner Untersuchungen vollkommen der Ansicht, daß das interkalare Wachstum — soweit es sich eben bei den von ihm untersuchten Dikotylen als ein solches streng bezeichnen läßt — lediglich oder doch hauptsächlich auf einer Vermehrung der Zellenzahl beruhe. Doch gibt er zu, daß der Anteil, den die Zellvermehrung und die Zellenausdehnung, jede für sich, an der Verlängerung eines Internodiums haben, in verschiedenen Pflanzen bedeutend differiere.

Die Internodien einer und derselben Pflanze verhalten sich vollkommen untereinander gleich bezüglich ihres Wachstums. Harting kommt zu dem Schluß, daß ein Stamm als eine Vereinigung von ver-

schiedenen Individuen aufzufassen sei (Internodien, mérithalles) von verschiedenem Alter, aber von gleicher ursprünglicher Beschaffenheit und anatomischer Zusammensetzung, so daß das jüngere Glied nichts als eine Wiederholung des älteren ist, und daß man folglich das Recht habe, von einer Untersuchung der verschiedenen Internodien ein- und desselben Stengels auf die Veränderungen zu schließen, welche jedes Internodium in den verschiedenen Lebensperioden durchläuft. Zu diesen Untersuchungen Hartings ist zu bemerken, daß sie sich eben nur auf Internodien dikotyler Pflanzen erstreckten.

In der Folge sind noch die Wachstumsmessungen von Askenasy (2) hervorzuheben, die dieser besonders an Nitella flexilis vornahm, deren Internodien aus einer einzigen Zelle bestehen, die bei ihrer Anlage eine Länge von 0,02 mm besitzt, sich aber weiterhin, ohne sich zu teilen, streckt, so daß sie im erwachsenen Zustand 30 – 40 mm lang wird, also bis auf das 2000fache ihrer ursprünglichen Länge anwächst. Askenasy sieht in seinen weiteren Ausführungen das von Grisebach unterschiedene interkalare Wachstum nicht als besonderen Typus an; derselbe geht durch allmähliche Übergänge in den gewöhnlichen Typus des zentrifugalen oder zentripetalen Wachstums über, wobei das fast gleichförmige Wachstum, das man bei manchen Internodien (Vitis vinifera) beobachtet, als das entgegengesetzte Extrem bezeichnet werden kann. Das Wachstum der Internodien von Nitella, wie es Askenasy beobachtete, ist also reines Streckenwachstum. Zu beachten ist dabei, daß das ganze Internodium nur aus einer einzigen freien, nicht in einen Gewerbeverband eingeschlossenen Zelle besteht, die sich unbeeinflußt von Nachbargeweben verlängern kann.

Die Untersuchungen Askenasys sind vor allem methodisch interessant. Sonst finden sich in der gesamten Literatur, abgesehen von zahlreichen vagen Bemerkungen, keinerlei spezielle Untersuchungen über das interkalare Wachstum, obwohl es als sehr bekannte Erscheinung in allen Lehrbüchern definiert wird, speziell an dem dafür charakteristischesten Beispiel, den Gramineen.

Alle die genannten Untersuchungen sind entweder mehr allgemeiner oder äußerlicher Natur gewesen, oder sie berührten nicht direkt die Frage nach dem interkalaren Wachstum als solchem. In neuerer Zeit hat M. Buchholz (4) Messungen angestellt an Cyperus alternifolius und Arundo donax, indem sie mit Hilfe von Tuschmarken die Zone des interkalaren Zuwachses festzustellen suchte; doch sind ihr diese Messungen nur Mittel zum Zweck gewesen. In gleicher Weise waren schon von Miyake (20) mit derselben Methode Messungen über

die Verteilung des Wachstums des Blütenschaftes von Taraxacum gemacht worden. M. Buchholz konnte bei ihren Messungen feststellen, daß bei Cyperus die Länge der wachsenden Zone an der Basis des Halmes 10—15 mm betrug und daß das Wachstum der untersten 5 mm am stärksten war, die in 4—5 Tagen das 7—8fache der ursprünglichen Länge erreichten. Ihre Messungen an Gramineen entbehren wegen Eintretens von Wachstumsstörungen, die durch teilweise Entfernung der Blattscheiden hervorgerufen wurden, der Genauigkeit. Bei seinen Untersuchungen am Blütenschafte von Taraxacum fand Miyake ebenfalls mittels Tuschmarken, daß das Längenwachstum hauptsächlich im obersten Teil des Schaftes stattfindet und die Zone des Maximalzuwachses an der Spitze unterhalb des Blütenköpfchens liegt.

Auf die rein äußerliche Feststellung der interkalaren Zone, mit Hilfe von Tuschmarken etwa, war nicht viel Gewicht zu legen, weil sie ja, wo sie auftritt, bekannt ist oder festgestellt worden war. Vielmehr ist hier der anatomisch-histologische Bau zu betrachten. Soll diese Zone in wachstumsfähigem Zustande sein, so muß sie meristematischen Charakter tragen (vgl. 26), die einzelnen Zellen müssen noch undifferenziert und ohne jegliche größere Verschiedenheit im Gewebeverbande sein. Als ein Merkmal dieser Zone, besonders bei den Glumifloren, kann man, wie aus den Untersuchungen noch hervorgehen wird, das alleinige Vorhandensein von Ring- und Schraubengefäßen als Wasserleitungsbahnen bezeichnen.

Die Gefäßbahnen in der Pflanze als solche sind seit jeher Gegenstand vielfacher Untersuchungen gewesen. Als eine Teilfrage nach dem anatomischen Bau und der physiologischen Bedeutung der Gefäße ergab sich aus vorliegender Arbeit das Studium ihrer Anlage und ihrer Verrichtung in den interkalaren Wachstumszonen verschiedener Internodien, besonders monokotyler Sprosse, und interkalar wachsenden Blütenschäften. Diese Untersuchungen bewegten sich hauptsächlich in zwei Richtungen: Einmal galt es die Anlage, die Entwicklung und den Bau der Wasserbahnen in dieser interkalaren Zone rein anatomisch festzustellen und die Ergebnisse mit denen von Untersuchungen über fertiggestreckte und ausgewachsene Internodien zu vergleichen; als zweites erhob sich dabei die teilweise physiologische Frage nach der Aufrechterhaltung ihrer Kontinuität, die bei dem zuweilen mächtig entwickelten Streckungswachstum (Molinia) oft überraschen mußte.

Von früheren Untersuchungen über diesen Gegenstand im allgemeinen sind zu erwähnen: Die von Lange (19); die von Nathansohn (21); weiterhin im besonderen die von M. Buchholz (4), die sich

eingehender mit dem Gegenstand beschäftigte, und in neuester Zeit, wo sich das Hauptinteresse physiologischen Fragen zugewendet hat, auch Huber (13), jedoch nur ganz allgemein. Für die Terminologie ist hier vor allem Rothert (23) maßgebend gewesen, um eine in diesem Gegenstande leichte und häufige Begriffsverwirrung zu vermeiden. Die Ring- und Schraubengefäße faßt Rothert als „dehnbare oder abrollbare Gefäße" zusammen, „charakterisiert dadurch, daß die dünnen Wandpartien kontinuierlich um das Gefäß herumlaufen und die verdickten Wandpartien in longitudinaler Richtung nicht miteinander verbunden sind; infolgedessen läßt die Membran longitudinale Dehnung zu". Denn passive Dehnung und Beeinflussung durch die Nachbarzellen sind die einzigen Wege, die Streckung derartiger Gewebe zu ermöglichen (21). Aktives, selbständiges Wachstum kann lediglich bei Vorhandensein von lebendem Plasma erfolgen, was hier nicht der Fall ist.

Diesen Gefäßen gegenüber stellt nun Rothert die „nicht dehnbaren und nicht abrollbaren Gefäße (Netz- und Tüpfelgefäße), charakterisiert dadurch, daß die dünnen Membranpartien diskontinuierlich und die verdickten Membranpartien in allen Richtungen zu einem Netzwerk verbunden sind; daher ist bei ihnen weder eine longitudinale Dehnung der Membran, noch eine stückweise Ablösung und Verschiebung der verdickten Membranteile möglich". Diese beiden Arten von Gefäßen finden sich auch nicht in den interkalaren Vegetationszonen, sondern sie treten ihrer mechanischen Struktur gemäß nur in völlig ausgewachsenen, nicht mehr streckungsfähigen Partien auf.

Den heute überall und allgemein verbreiteten, in die Literatur übernommenen Begriff der interkalaren Vegetationszone, gerade auch im Hinblick auf die Monokotylen, hat Sachs (24) (p. 787f.) geprägt. Es heißt an dieser Stelle: „Ist an der Basis eines Internodiums oder eines Blattes eine wachsende Zone vorhanden, oberhalb welcher mehr ausgebildetes Gewebe liegt, so verhält sich das bereits weiter ausgebildete Organ ähnlich, als ob diese Zone ein Vegetationspunkt wäre, von welchem aus nach dem Scheitel hin die Wachstumszustande so geordnet sind, wie sonst in umgekehrter Ordnung; man kann daher solche zwischen fertigen Gewebepartien eingeschaltete Regionen als interkalare oder eingeschaltete Vegetationszonen bezeichnen."

Diese Formulierung nach Sachs ist die heute allgemein übliche und findet sich so überall in der Literatur, ohne daß auch in neuerer Zeit irgendwelche Untersuchungen über diesen Gegenstand gemacht worden wären (22; 8; 30).

Vorbemerkungen.

Vor Eingang in die Untersuchungen ist noch einiges allgemeine über das Wachstum und seine Gestaltung zu sagen. Unter dem Wachstum einer Pflanze versteht man schlechthin die Vermehrung und die Vergrößerung der einzelnen Elementarteile, der Zellen. Damit ist gleichzeitig für den Organismus eine bleibende Größenzunahme verbunden; eine Pflanze wächst, heißt, sie nimmt bleibend an Größe zu. Für die morphologische Gestaltung des Wachstums an der Pflanze unterschied Sachs (p. 786f.) an bereits eben hinreichend differenzierten Organen drei Regionen: 1. Den Vegetationspunkt, wo vorwiegend neue Zellen bei langsamer Volumenzunahme gebildet werden (Stadium des embryonalen Wachstums); 2. die vorwiegend an Volumen zunehmende Stelle, wo keine Zellteilung oder nur in untergeordneter Weise stattfindet, d. h. der in Streckung begriffene Teil (Stadium der Streckung); 3. die die älteren, nicht mehr, wenigstens nicht mehr in die Länge wachsenden d. h. ausgewachsenen Teile des Organes (Stadium der inneren Ausbildung).

Das Wachstum der Pflanze, des Sprosses und der Wurzel, geht also in der Regel von den Vegetationspunkten mit einer oder mehreren Initialzellen aus. Diesen apikalen Vegetationspunkt des Sprosses bildet das eigentliche Urmeristem, welches seinen Charakter auch bei Teilung des Vegetationsscheitels beibehält. Es können aber noch in geringerer oder größerer Entfernung vom Vegetationspunkt sekundäre oder Folgemeristeme entstehen; dann handelt es sich um eine regressive Umwandlung des Gewebes. Hofmeister sprach sogar von der interkalaren Vegetationszone als von einem tertiären Vegetationspunkte, eine Bezeichnung, die durchaus ungerechtfertigt erscheint, da es sich hier weder um einen Vegetationspunkt handelt, noch auch dieser Zone meristematischen Gewebes irgendwelche Fähigkeit zur Differenzierung zukommt, wie es bei Vegetationsscheiteln der Fall ist.

Von diesen embryonalen Regionen der Pflanze geht ihr Wachstum aus, d. h. hier werden die neuen Zellen gebildet. Die interkalare Wachstumszone zeigt ebenfalls schon rein äußerlich den Charakter eines Meristems, ganz ausgeprägt bei den Glumifloren. Die Zellen im Gewebeverband sind von nur geringer Festigkeit, plasmaerfüllt, von isodiametrischer Gestalt und uniform in ihrem Aussehen. Da sie an diesen Punkten oder Zonen in größeren Massen auftreten, sind sie wegen ihrer Zartheit fast stets durch andere Organe oder Gewebe geschützt, die schon in den ausgewachsenen Zustand oder doch in die Streckungsphase eingetreten sind.

Die definitive Länge, die ein Internodium oder ein Schaft durch interkalares Wachstum erreicht, kann — für die betreffende Pflanze normale gewöhnliche Wachstumsfaktoren und Außenbedingungen vorausgesetzt — nur von zwei Größen abhängen, die in einem bestimmten Verhältnis zueinander stehen müssen: 1. Von der Anzahl der Zellen überhaupt, die für ein bestimmtes Internodium einer bestimmten Spezies angelegt werden (embryonales Wachstum); 2. von dem Streckungswachstum der einzelnen Zellen im Gewebeverbande, dessen Maß ebenfalls für jede Spezies einen bestimmten Mittelwert besitzt. Aus dem Produkt dieser beiden Größen resultiert somit die definitive Länge des betreffenden Organes.

Interkalar wachsen mehr oder minder deutlich ausgeprägt die meisten Pflanzen, deren Sproß durch Knoten in einzelne Glieder geschieden ist, oder knotenlose Blütenschäfte. Doch ist es eben ein Unterschied, ob dieses Wachstum sich mehr oder weniger auf das ganze Internodium, oder seinen apikalen oder basalen Teil erstreckt; ob es eine deutliche meristematische Wachstumszone besitzt oder nicht; ob es sich in seiner ganzen Länge gleichmäßig streckt wie z. B. ein Internodium von Syringa oder ob es eine deutlich erkennbare Streckungszone aufaufweist wie die Gramineen. Jedenfalls sind in der Natur die Übergänge von einem Extrem zu dem anderen überall vorhanden, so daß es meist nicht möglich ist, einen Typus streng zu umgrenzen.

Die verschiedenen Stadien eines wachsenden Internodiums, die zeitlich nacheinander eintreten, kann man zu einer gewissen Zeit der Entwicklung in bestimmtem Maße auch räumlich nebeneinander auf derselben Pflanze verfolgen, wenn ihr Sproß eben gegliedert ist. Das unterste Internodium ist immer das am weitesten in seinem Wachstum und in seiner Ausbildung fortgeschrittene, das oberste zeigt stets das jüngste Stadium.

Die Schutzscheiden, die vielfach (Gramineen, Armeria) diese mechanisch hinfällige interkalare Zone stützen und umschließen, sind fertig gebildet, bevor überhaupt ein nennenswertes Längenwachstum in Erscheinung tritt. Die Internodien der Gramineen strecken sich erst innerhalb der schon völlig vorgebildeten Blattscheiden.

Für die folgenden Untersuchungen handelt es sich nun vor allem festzustellen: Die interkalare Zone überhaupt: ihre histologische Gestaltung im Vergleich zu den ausgewachsenen Teilen (Zellteilungen, Gewerbeverband); und schließlich die Aufrechterhaltung der Kontinuität der Wasserbahnen in dieser interkalaren Wachstumszone.

Untersuchungen.

Die interkalare Wachstumszone ist schon ganz roh dadurch festzustellen, wenn man ein noch nicht fertig gestrecktes Internodium eines Grases z. B. an seinem über die Scheide herausragenden ausgewachsenen Teile faßt und aus der Scheide zu ziehen versucht, so wird es stets innerhalb dieser an der noch am wenigsten mechanisch widerstandsfähigen und deshalb hinfälligsten Gewebepartie des Internodiums abreißen. Diese Stelle ist gleichzeitig naturgemäß die noch im Wachstum begriffene interkalare Zone. Dasselbe ist auch bei Blütenschäften der Fall. Nur muß dabei Sorge getragen werden, daß diese interkalare Zone noch in dem genannten meristematischen Stadium vorhanden ist und sich nicht schon fertig gestreckt hat, so daß es dann keinen besonderen Unterschied zwischen dem Gewebe einzelner Partien des Internodiums mehr gibt. An Oberflächenschnitten von verschiedenen Regionen wachsender Internodien ist auch sehr leicht zu erfahren, daß diese Wachstumszone bei Gramineen etwa 10—20 mm im Durchschnitt über den Knoten heraufreicht und höher hinauf in gestrecktes Gewebe übergeht; die kleinsten embryonalen Zellen zeigen sich dabei knapp über dem Knoten.

Was die Untersuchungen über die Wasserbahnen und die Aufrechterhaltung ihrer Kontinuität in der interkalaren Zone betrifft, so werden diese besonders an Längs- und Querschnitten von noch wachsenden und fertig gestreckten Partien solcher Internodien anzustellen sein. Dieser Punkt stellt eigentlich nur einen Anhang an die eigentlichen Untersuchungen dar und streift hauptsächlich ein physiologisches Problem.

Im Hinblick auf das Streckenwachstum ergab sich der Weg der Zellenmessung. Harting hat als Richtlinien dafür angegeben, daß es nur die Mark-, Rinden- und Epidermiszellen sind, deren Längenwachstum mit einer vollkommenen Sicherheit bestimmt werden kann; auch Grisebach hatte schon unabhängig davon diese Erfahrung.

An einem zahlreichen Material von hauptsächlich Gramineeninternodien aller Entwicklungsstadien habe ich versucht, mikroskopisch an Handschnitten einen Einblick in diese Frage des interkalaren Wachstums zu gewinnen. Diese einleitenden Untersuchungen erstreckten sich auf Epidermis, Grundparenchym und Gefäße und deren Anlage, Größe, Gestalt und Struktur im embryonalen und ausgewachsenen Teil des Internodiums. Am klarsten ließen sie sich an der Epidermis durchführen.

An einem 4 cm langen vorletzten, noch ganz von der Blattscheide umhüllten Internodium von Hordeum hexastichon zeigten sich folgende Verhältnisse in der Epidermis (Fig. 1—3):

30 mm über dem Knoten zeigten die Zellen ihre endgültige Gestalt. Die Zellwände zeigten schon die für die Gramineen charakteristische Kerbung, die Zwergzellen waren rundlich, die Stomata voll ausgebildet. Die Zellen über den Partien der Bastbündel zeigten kaum eine Wellung ihrer Wand und sind etwas schmäler und länger als die über dem Assimilationsparenchym (Fig. 1).

15 mm über dem Knoten ist die beginnende Kerbung der Zellwände angedeutet. Die Stomata sind zum Teil noch nicht fertig ent-

Fig. 1. Epidermis von Hordeum, 30 mm über dem Knoten. Vergr. 320.

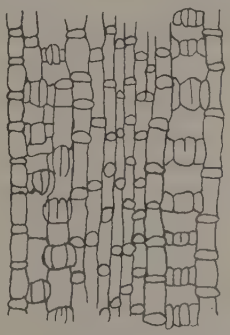


Fig. 2. Epidermis von Hordeum, 15 mm über dem Knoten. Vergr. 320.

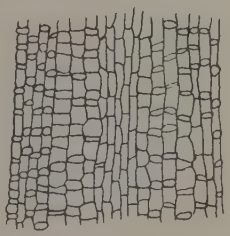


Fig. 3. Epidermis von Hordeum, 8 mm über dem Knoten. Vergr. 320.

wickelt. Die Zellenlänge beträgt in dieser Partie etwa $^1/_4$—$^1/_5$ der vorhergenannten (Fig. 2).

8 mm über dem Knoten und bis zu diesem herab zeigen sich die Zellen des Gewebes kaum differenziert; sie haben ungefähr $^1/_{10}$ der Länge von denen der erstgenannten Partie. Die Stomata sind in ihrer ersten Anlage erkennbar (Fig. 3).

Diese Verhältnisse beweisen deutlich die Lage der interkalaren Vegetationszone in der Region des am wenigsten differenzierten Gewebes mit noch meristematischen Zellen. Es zeigt sich auch schon das Streckungswachstum der einzelnen Zellen, was noch klarer bei den folgenden Beobachtungen zutage tritt. Bei einem obersten, die Infloreszenz tragenden Internodium von Hordeum, das kurz vor der Ausreife stand (nur die Knoten des Halmes waren noch grün), hatte die Epidermis bezüglich ihrer Zellen und der Stomata folgendes Aussehen: Die Epidermis des über die Blattscheide hervorragenden, also reichlicher assimilierenden und atmenden und stärker mechanisch in Anspruch genommenen Teiles, zeigte die charakteristischen Zellen der Gramineenepidermis mit den dicken verzahnten Wänden. Eine solche Wand mißt ungefähr die Hälfte

und mehr des Querlumens der Zelle. Die Länge der Zellen beträgt hier meist das 8—10fache ihrer Breite. Zwischen je zwei solcher Zellen sind in ihrer Längsrichtung regelmäßig die bekannten Zwergzellen eingeschaltet. Die Stomata sind reichlich vorhanden und in der Epidermis über dem chlorophyllführenden Gewebe in regelmäßigen Längsreihen, wie alle anderen, angeordnet. In den Zellreihen, in denen die Spaltöffnungen liegen, fehlen die Zwergzellen; ihre Stelle im Zellverbande nimmt gewöhnlich das Stoma ein. Die Epidermisstreifen über dem mechanischen Gewebe zeigen in ihren Zellen den gleichen Bau, doch sind diese meist schmäler, länger gestreckt und stärker in ihrer Wand. Bei ebendemselben ausgereiften Internodium zeigen die Zellen der Epidermis knapp über dem Knoten und weiter hinauf, also in dem von der Blattscheide eng umschlossenen Teile, eine etwas andere einfachere Form. Sie sind doppelt bis dreimal so lang wie die Epidermiszellen des Internodiums oberhalb der Blattscheide, schmäler als sie, ihre Wand ist meist gerade, kaum verzahnt und dünner. Die Zwergzellen fehlen oft, ebenso die Stomata, die wahrscheinlich hier nicht voll funktionsfähig sind.

Auf Längsschnitten durch völlig gestreckte Internodien hohlschäftiger Gramineen, z. B. Arrhenaterum, ist oft von den Zellen des Grundparenchyms kaum noch eine Spur vorhanden: sie sind alle zerrissen und aufgelöst. Ihre Wände zeigen sich sehr dünn, lamellig (Molinia u. a.), die der gegen die Peripherie zu gelegenen Zellen dicker. Nur diejenigen Elemente, denen vermöge ihrer Funktion eine besondere Streckungsfähigkeit zukommt, z. B. Bastbündel, zeigen sich stark entwickelt. Es besteht auch diese Eigentümlichkeit, daß im gestreckten Teil die genannten Markzellen neben ihrer viel größeren Länge auch breiter sind als in der interkalaren Zone. Dies hängt damit zusammen, daß eben nur noch wenige Reihen von Markzellen vorhanden sind, die übrigen zentral gelegenen sind aufgelöst; sie haben auf Kosten der übrigen ihre Existenz eingebüßt.

Diese hier nur kurz wiedergegebenen, vorbereitenden oberflächlichen Untersuchungen ergaben einen großen Unterschied zwischen Größe und Struktur der Zellen aus verschiedenen Partien desselben Internodiums, sie ließen auch in der Differenzierung der einzelnen Gewebe, teilweise auch der Leitungsbahnen Verschiedenheiten erkennen. Es ergab sich daraus auch der Schluß, daß ein Internodium, wenn es innerhalb der es umhüllenden Blattscheide interkalar in die Länge wächst und bei Aufhören seines Wachstums aus dieser schließlich oft weit hervorragt, in seiner interkalaren Zone — vom Vegetationsscheitel durch

völlig differenziertes Gewebe getrennt — eine Vermehrung seiner Zellen erfahren muß, daß also hier sozusagen ein übriggebliebener Teil des apikalen Vegetationspunktes noch längere Zeit funktionsfähig erhalten bleibt. Weiterhin ging daraus hervor, daß die Zellen nach ihrer Anlage und nach Einbuße ihrer Teilungsfähigkeit noch eine ganz bedeutende Streckung durchzumachen haben, die wieder nach Art des Gewebes verschieden sein kann.

In den eingehenden speziellen Untersuchungen, die an Mikrotomschnitten von besonders ausgewählten Objekten verschiedener Stadien ihrer Entwicklung vorgenommen wurden, handelt es sich also demgemäß um folgende Gesichtspunkte:

1. Die Zellteilungen und Zellenvermehrung in der interkalaren Vegetationszone interkalar wachsender Organe.

2. Das Streckungswachstum der einzelnen Internodien und Schäfte, gemessen histologisch an dem Wachstum ihrer Elementarteile, ihrer Zellen aus den gleichen Gewebegruppen.

3. Als Anhang sollen Untersuchungen über die Kontinuität der Wasserbahnen durch die interkalare Zone angestellt werden.

Als Versuchspflanzen wurden in erster Linie Gramineen gewählt, weil sie diese Erscheinung des interkalaren Wachstums am charakteristischesten zeigen, weiterhin Cyperus, Taraxacum u. a. Alles andere Nähere, u. a. auch was die Methodik betrifft, ist in den einzelnen Abschnitten selbst angegeben.

Interkalares Wachstum durch Zellvermehrung.

Bei allen Sprossen (Gräser, Blütenschäfte), die interkalares Wachstum zeigen, gibt es streng genommen keinen apikalen Vegetationspunkt mit Scheitelzelle, von dem das Wachstum ausginge. Dieser wird vertreten durch die Infloreszenzanlage, die schon weitgehend differenziert erscheint, bevor ein Wachstum in der interkalaren Region überhaupt begonnen hat. Um nun diese weitgehende Entwicklung der Fortpflanzungsorgane der Pflanze unabhängig vom Längenwachstum des Sprosses zu ermöglichen, tritt hier das interkalare Wachstum ein, welches diese zweite Funktion übernimmt. Die Zellenanlage und -vermehrung geht dem eigentlichen Streckungswachstum voraus. Sie soll hier an einzelnen ausgewählten Objekten untersucht werden.

Cyperus alternifolius.

Ein Halm aus dem Gewächshaus von 18 cm Länge wurde am 6. Dezember morgens in Flemmingscher Lösung fixiert, in üblicher

Weise eingebettet und die Mikrotomlängsschnitte mit Dreifarbengemisch (Safranin, Gentianaviolett und Orange G) gefärbt. Die Zellen maßen, mit dem Okularmikrometer gemessen, in der interkalären Region des basalen, von Scheiden ganz umhüllten Teiles direkt über der Wurzel durchschnittlich im Zentrum des Halmes (Mark) Länge 8 μ, Breite 34 μ, in der Peripherie (Assimilationsgewebe) Länge 11 μ, Breite 9 μ.

Im peripheren Teil (chlorophyllführendes und Bastparenchym) sind Zellteilungen in allen Phasen in großer Anzahl bis zu einer Höhe von etwa 9 mm im Halme aufwärts vorhanden (Fig. 4—6). Im zentralen Teil des Halmes, der von feinwandigem Markgewebe erfüllt ist, sind Zellteilungen bis zu einer Höhe von etwa 4 mm zu finden. Offenbar verlieren die Kerne hier viel früher ihre Teilungsfähigkeit.

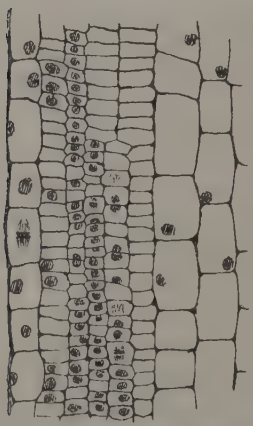


Fig. 4. Längsschnitt durch die interkalare Zone von Cyperus; Epidermis und Assimilationsgewebe. Vergr. 360.

Fig. 5. Längsschnitt durch Cyperus, embryonale Bastzellen. Vergr. 360.

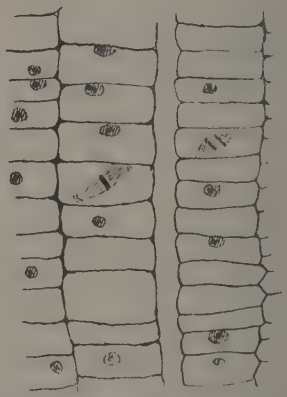


Fig. 6. Längsschnitt durch die interkalare Zone des Halmes von Cyperus, Markgewebe. Vergr. 360.

In einer Höhe von etwa 9 mm über dem basalen Ansatz des Halmes besteht ein anderes Verhältnis der Zellengröße der einzelnen Gewebegruppen zueinander als die oben angegebene. Die Zellen messen hier durchschnittlich im Zentrum des Halmes Länge 75 μ, Breite 29 μ, in der Peripherie Länge 5 μ, Breite 6 μ. Aus diesen Zahlen geht also deutlich hervor, daß das Wachstum des Grundparenchyms früher und deutlicher durch Zellstreckung vor sich geht, während das Assimilations- und auch das Bastgewebe zum Teil, für das die Untersuchungen naturgemäß sehr schwierig sind, lang andauernd durch Zellenvermehrung wachsen. Längsschnitte durch das apikale Ende des Halmes zeigen

auch, daß die Länge der Zellen des assimilierenden Gewebes ungefähr nur den zehnten Teil von der Länge der Zellen des zentralen Markes beträgt. Die kontinuierlichen Reihen von Zellen der späteren großen Gefäße treten deutlich durch ihre viel bedeutendere Größe hervor und sind noch völlig teilungsfähig; erst wenn ihre Streckung beendigt ist, lösen sich ihre Querwände und es entsteht so das Gefäß.

Eine Regelmäßigkeit zeigen die Kernspindeln aller dieser Teilungsbilder von Kernen in der interkalaren Zone streng ausgeprägt, ob sie nun in diesen oder jenen Gewebeschichten liegen: Daß ihre Äquatorialplatten stets normal zur Wachstumsrichtung und — da es sich hier um ausgesprochenes Längenwachstum handelt — also stets normal zur Sproßachse stehen. Die Teilungswand ist also stets eine Querwand. Die Achse der Kernteilungsfigur stellt sich in die Richtung des stärksten Wachstums ein. Zuweilen sind auch, namentlich in kurzen breiten Markzellen des Halmes, schrägliegende Kernspindeln zu sehen, Erscheinungen, worauf noch eingehender zurückzukommen sein wird.

Bezüglich der Anlage und des Wachstums der Blätter läßt sich feststellen, daß sie ebenfalls interkalar wachsen. An Längsschnitten durch einen eben erst an sich anlegenden sterilen Halm kann man feststellen, daß, ehe im Halme selbst Zellteilungen auftreten, zuerst die Blätter sich embryonal völlig bilden. Und zwar findet sich eine große Anzahl von Zellteilungen an der Ansatzstelle des Blattes am Halme, während die Zellen von der Spitze, vor allem die der Epidermis und des Mesophylls, schon im Stadium der Streckung stehen, so daß man auch hier von einer interkalaren Zone reden kann. Die Zellen des assimilierenden Gewebes bleiben auch hier viel länger meristematisch, was vielleicht auch mit ihrer physiologischen Funktion zusammenhängen mag.

Gramineen.

Die Untersuchungen an zahlreichen Schnitten durch die interkalare Wachstumszone von Grasinternodien aller Entwicklungsstadien und deren Blattscheiden zeigten im wesentlichen dasselbe übereinstimmende Bild und die gleichen Verhältnisse. Die untersuchten Objekte (Alopecurus pratensis, Dactylis glomerata, Molinia coerulea, Hordeum distichum, Avena sativa, Triticum vulgare) stimmten generell völlig überein. An einem etwa 12 mm langen, von der Infloreszenz aus gerechnet fünften Internodium von Avena seien die Untersuchungen näher dargelegt.

Das betreffende Internodium war am 1. Mai in Flemmingscher Lösung, wie alle übrigen Ocjekte fixiert und mit Dreifarbengemisch ge-

färbt worden, das sich bei den Glumifloren als Kernfärbung ausgezeichnet bewährte und besonders die Chromosomen deutlich hervortreten ließ. Auf dem Längsschnitt durch das ganze Internodium zeigte sich, daß der zentrale Markkörper schon fast völlig aufgelöst war, nur an der Basis war der Gewebeverband noch eine kurze Strecke im Zusammenhang geblieben. Die Markzellenreihen, die sich an das assimilierende Gewebe anlagern, maßen im Durchschnitt an Zellenlänge 28 μ in der interkalaren Region der Zellteilungen.

Zellteilungsfiguren treten in dieser interkalaren Zone in allen Phasen und sehr zahlreich auf und erstrecken sich über alle Gewebepartien, sowohl über das Mark-, wie über das Assimilations- und Festigungsgewebe; an gut getroffenen Schnitten ist zuweilen auch der Kern der Zelle eines späteren großen Gefäßes in Teilung zu sehen.

Oberhalb dieser meristematischen Zone, die sich bis etwa 5 mm über den Knoten erstreckt, gehen die Zellen in gestrecktes Gewebe über, der Kern tritt an Größe zurück, schwindet schließlich oft ganz — relativ zuerst tritt das bei den Markzellen ein wie bei Cyperus — und die Zellen strecken sich weitgehend. Zellteilungen treten oberhalb dieser Region nicht mehr auf, die Zellen des noch vorhandenen Markgewebes messen am apikalen Ende des Internodiums an durchschnittlicher Länge 110 μ.

Auf Längsschnitten durch die Internodien desselben Halmes, wo das unterste bereits in seiner interkalaren Zone völlig gestreckt ist, keine Zellteilungen und keinen wesentlichen Längenunterschied der Zellen vom oberen und unteren Ende mehr aufweist, und wo die obersten Internodien noch nicht im interkalaren Wachstum begriffen sind, zeigt sich folgendes Bild: Das untersuchte unterste, sechste Internodium von oben aus gezählt, zeigt keinerlei Zellenvermehrung mehr, ist fast völlig gestreckt und besitzt eine Länge von etwa 55 mm. Das darüberliegende fünfte Internodium zeigt sich, wie oben erläutert, gerade im interkalaren Wachstum begriffen. Das über diesem liegende vierte, das an Länge etwa 1 mm mißt, zeigt noch keinerlei Unterschied in der Länge der Zellen verschiedener Partien und nur ganz vereinzelt sind interkalare Zellteilungen vorhanden. Das interkalare Wachstum ist hier wie in allen weiter darüberliegenden Internodien noch nicht eingetreten. Nur ein einziges Internodium weist jeweils dieses Wachstum auf und im Laufe der Entwicklung des Halmes stets fortschreitend das nächst höhere. Während die Internodien so eines nach dem andern ihre Entwicklung vollenden, vermag die von dem obersten getragene Infloreszenz ihre Blüten- und Fruchtanlagen unabhängig davon zu bilden und zu differenzieren.

In gleicher Weise wie für die Internodien gilt dies auch für die Blattscheiden der Gräser, die mit den Blättern schon vor dem Wachstum des untersten Halminternodiums ausgebildet werden. Innerhalb der Koleoptile wächst das älteste unterste Blatt durch fortgesetzte interkalare Zellteilung und Streckung, innerhalb dieses das nächstfolgende usw. An Längsschnitten durch den Vegetationspunkt im frühen Stadium eines fertilen Halmes sieht man die äußersten Blattscheiden — morphologisch die untersten — in ihren Zellen bereits völlig gestreckt, während die innersten, obersten noch reichlich Kernteilungsbilder und relativ kleine meristematische Zellen aufweisen. Die Blätter mit ihren Scheiden sind schon fertig gebildet, ehe die Entwicklung der betreffenden Internodien beginnt. Während des Wachstums des Sprosses werden so alle nächstjüngeren, nächsthöheren Teile des Sprosses von der oder den älteren Blattscheiden umhüllt und geschützt. Hier zeigt sich die Blattscheide als ein ideales Schutzorgan für die basal gelegene interkalare Wachstumszone der Gramineeninternodien.

Eine Tatsache ist bei den interkalaren Meristemen der Glumifloren noch bemerkenswert, nämlich die ausgesprochene Polarität des Kernes ihrer Zellen. Giesenhagen hat in seinen Untersuchungen bereits auf die gleiche Erscheinung hingewiesen (l. c. S. 51 ff.). Bekannt ist die reihenweise Anordnung der Zellen in Wurzelspitzen (Zea mays, bei Giesenhagen Fritillaria imperialis). Die gleichen Verhältnisse, vielleicht noch strenger durchgeführt, finden sich im Gewebe von Internodien und interkalaren Wachstumszonen. Die Meristemzellen sind hier oft doppelt und mehrmals so breit als lang. Aber stets stellt sich die Kernteilungsfigur in die Längsachse des Internodiums ein, in die Richtung des Wachstums; die Zelle teilt sich also quer, nicht in der Richtung ihrer kürzesten Ausdehnung. Nur zuweilen kann man in solchen kurzen, breiten Zellen die Teilungsfigur diagonal in der Zelle liegen sehen. Aus Raummangel ist die Spindel von ihrer gewöhnlichen Lage abgedrängt und verschoben worden (vgl. Fig. 6), eine Erscheinung, welche Giesenhagen an Fritillariawurzeln ebenfalls konstatiert hat. Späterhin, wenn bereits eine Streckung eingetreten ist, kann man jedoch sehen, wie die Teilungswand sich wie alle übrigen vertikal zur Sproßachse einstellt. Die Zellwandbildung bei allen hier untersuchten Objekten geht sukzedan von der Zellmitte gegen die Wand der Mutterzelle vor sich.

Wie dieser hier speziell erläuterte Fall des interkalaren Wachstums bei Avena verhalten sich die anderen untersuchten Gramineen in ganz analoger Weise, so daß hier von einer Wiederholung abgesehen werden kann.

Plantago media.

Ein Blütenschaft von 11 cm Länge, der noch im Wachstum begriffen war, wurde am 11. Mai abends abgeschnitten und je ein Ende von etwa 15 mm Länge von der Basis und von der Spitze des Schaftes in Flemmingscher Lösung fixiert. Einfache vorsichtige Versuche, einen solchen Schaft abzureißen, wenn man ihn bei der Infloreszenzanlage faßt, ergaben, daß die Partie weichsten, also meristematischen Gewebes, dicht an der Spitze liegen muß, weil er stets an dieser Stelle zerreißt. Die median geführten Mikrotomlängsschnitte wurden wieder mit Dreifarbengemisch gefärbt, welches sich aber hier nicht in dem Maße bewährte wie bei den vorher besprochenen Objekten.

Beim Studium der Schnitte durch die basale Partie ergab sich folgendes: Die Zellen des zentralen Markkörpers des Schaftes sind gestreckt, besitzen meist noch kleine Kerne, zuweilen fehlen diese, und zeigen dünne lamellige Wände. Kernteilungen sind nicht festzustellen. Die Zellen des sich nach außen daran anschließenden breiten Gürtels von Bastfasern sind langgestreckt, zeigen auch die langgestreckten Kerne der Bastzellen mit meist zwei bis mehreren nucleoli. Sie sind viel länger und schmäler als die Markzellen. Kernteilungen treten auch hier, wie in dem sich nach außen weiter anschließenden assimilierenden Gewebe mit der Epidermis nicht auf. Die Zellenreihen dieses Gewebes zeigen reichliche Einlagerung von Chlorophyllkörnern. Die Zellkerne sind hier wie in der Epidermis meist deutlich zu sehen. Die Zellen der Epidermis sind ähnlich wie die des Bastes meist sehr lang gestreckt. Über die Längenmaße der Zellen sowie über die Gefäßbahnen ist an anderer Stelle das Betreffende angedeutet.

Eine Betrachtung der Schnitte durch die apikale Zone ergab ein anderes Bild. Die Zellen des Markes sowohl wie alle übrigen besitzen im Durchschnitt eine geringere Länge als die von der Basis des Schaftes. Sie zeigen alle noch einen großen teilungsfähigen Kern. Kernspindeln sind in allen Phasen zu beobachten, im Mark, im Bast, im chlorophyllführenden Parenchym wie in der Epidermis. Die Achsen der Spindeln liegen genau so, wie es bei den Glumifloren erwähnt wurde, so daß sich also auch hier der Zellkern als streng polar orientiert erweist. Die Zellteilungsbilder liegen aber im allgemeinen mehr zerstreut, nicht so auf eine kurze Zone dicht zusammengedrängt und beschränkt wie z. B. bei Cyperus. Sie sind hauptsächlich in einer Partie von der Infloreszenz angefangen bis etwa 10—15 mm darunter zu beobachten, dürften sich aber vereinzelt auch noch tiefer im Schaft befinden.

Jedenfalls lehrt die Untersuchung dieser beiden angeführten Schnittbilder, daß es sich hier ebenfalls um ausgesprochen interkalares Wachstum handelt. Der untersuchte Blütenschaft befand sich bei der Fixierung noch in der Entwicklung, nach welcher ein solcher Schaft die doppelte bis dreifache angeführte Länge erreicht, nur durch interkalares Wachstum in der Zone unterhalb des Blütenstandes. Denn die Betrachtung der Schnitte durch die basale Region lehrt, daß, abgesehen von dem Fehlen von Zellteilungen, auch die einzelnen Gewebe, besonders das mechanische, schon weitgehend differenziert sind, wie es in der interkalaren Zone noch nicht der Fall ist.

Taraxacum officinale.

Für diese Untersuchungen bildeten die Wachstumsmessungen von Miyake am Blütenschaft von Taraxacum die äußere Grundlage. Miyake hatte mittels Tuschmarken festgestellt, daß am wachsenden Blütenschaft die Zone des maximalen Zuwachses an der Spitze dicht unterm Köpfchen liege. Ebenso fand er mit Hilfe dieser selben Methode, daß man in der Gesamtentwicklung des Schaftes von Taraxacum, die von seinem Erscheinen über der Erde bis zur Verstreuung der Samen etwa 3—4 Wochen dauert, drei Entwicklungsperioden unterscheiden kann:

1. Vom ersten Erscheinen des Schaftes bis zur Mitte der Blütezeit; dies dauert etwa 7—10 Tage. Während dieser Zeit erreicht der Schaft $^1/_3$—$^1/_2$ seiner endgültigen Länge. Der Maximalzuwachs zeigt sich einige Tage vor dem Blühen.

2. Die letzte Hälfte der Blütezeit und die erste Periode der Samenentwicklung. Das Längenwachstum findet sehr langsam statt, der Schaft verlängert sich während der ganzen Zeit (6—8 Tage) nur um $^1/_{10}$ seiner schließlichen Länge oder noch weniger. Es tritt also ein Wachstumsstillstand ein, der Schaft nimmt etwas an Dicke zu.

3. Vom Anfang des neuen energischen Längenwachstums bis zum Ende desselben (7—10 Tage). Dieses tritt einige Tage vor dem Öffnen des Fruchtköpfchens ein. Während dieser Zeit wird der Schaft zwei- oder dreimal so lang wie in der Blütezeit. Diese letzte rasche Längenzunahme erlischt nach dem Ausstreuen des Samens.

Auf Grund dieser Feststellungen von Miyake ist nun versucht worden, dieses interkalare Wachstum des Blütenschaftes von Taraxacum an Längsschnitten durch die interkalare Zone von Objekten aller drei Stadien zu untersuchen. Das Material stammte größtenteils aus dem Freien, ein Teil war im Gewächshaus gezogen worden. Die Ob-

jekte waren in gleicher Weise fixiert, hergestellt und gefärbt wie die vorhergehenden.

1. Stadium.

Schaft 13,5 mm lang, aus dem Gewächshaus, fixiert am 3. Dez. in Flemmingscher Lösung. Die Zellenlänge, vor allem im Mark, war an der Basis des Schaftes nur wenig größer als im oberen Teile. Der Markkörper des Schaftes ist noch kompakt und erfüllt diesen noch völlig. Im allgemeinen läßt sich sagen, daß schon eine Zone embryonalen Gewebes unterhalb der Infloreszenz hervorzutreten beginnt. Die Markzellen unterhalb des Köpfchens maßen an durchschnittlicher Länge 18 μ. Kernspindeln und Zellteilungen sind in der ganzen Länge des Schaftes verstreut vorhanden und verteilen sich über die Zellen aller Gewebearten.

Schaft 4 cm lang, aus dem Garten, fixiert am 2. Mai. An diesem Objekt war das Bild bereits deutlicher. Das Köpfchen befand sich gerade vor dem Aufblühen. Zellteilungen sind nur vereinzelt festzustellen. Der Markkörper des Schaftes beginnt in etwa 15 mm Tiefe unterm Köpfchen sich aufzulösen, der Schaft erscheint dann hohl. Die Länge der Zellen, besonders des Markes, nimmt basalwärts an Größe zu. Die durchschnittliche Länge der Zellen des Markes unterhalb der Infloreszenz betrug etwa 53 μ.

2. Stadium.

Schaft 11 cm lang, 2 Tage nach der Blüte, aus dem Gewächshaus, fixiert am 3. Dez. Ein Längsschnitt durch die basale Partie zeigt die Zellen weitgehend gestreckt (durchschnittliche Länge der des Markes 80 μ), der zentrale Teil des Schaftes ist hohl, der Markkörper zum großen Teile also aufgelöst. Kernspindeln sind ganz vereinzelt noch zu beobachten.

Ein Längsschnitt durch die wachsende Partie unterhalb des Köpfchens ergab in dieser Zone, daß Zellteilungen zerstreut vorhanden sind, sowohl im Markgewebe, wie im Bast und Epidermis. Die durchschnittliche Länge der Markzellen betrug etwa 65 μ. Sie ist also durchschnittlich um $^1/_4$ geringer als an der Basis und etwas größer als in der gleichen Zone im ersten Stadium.

3. Stadium.

Schaft 28 cm lang, aus dem Garten, fixiert am 22. Mai, Fruchtköpfchen noch geschlossen, vor dem Ausstreuen der Samen. Der Schaft ist durchgehend hohl. Schnitte durch die interkalare Zone unterm Köpfchen zeigen Kernspindeln nur äußerst selten. Die Zellen des Mark-

körpers maßen im Durchschnitt 85 μ Länge, die reichlich mit Chlorophyllkörnern erfüllten des Assimilationsgewebes im Durchschnitt 20,5 μ.

Ein Längsschnitt durch die interkalare Zone eines Schaftes von 37 cm Länge, aus dem Garten, fixiert am 22. Mai, zeigte keine Zellteilungen mehr. Das Fruchtköpfchen war bereits geöffnet, die Samen zerstreut. Der Markzylinder des hohlen Schaftes ist um einige Zellenlagen dünner als beim vorhergehenden Objekt. Die Zellen des noch vorhandenen Markes in dieser Zone messen an Länge durchschnittlich 148 μ. Die Zellkerne sind im Schwinden begriffen.

Bei Betrachtung dieser Schnittserien durch die interkalare Wachstumszone des Blütenschaftes von Taraxacum in allen Stadien seiner Entwicklung läßt sich folgendes Bild gewinnen: Den von Miyake festgestellten Perioden des Längenwachstums entsprechen auch histologische Differenzierungen. Aus den Längenzahlen der Markzellen, die mit Okularmikrometer gemessen jeweils Mittelwerte aus 32—56 Messungen darstellen, läßt sich entnehmen, daß die Zellenlänge im Laufe der ganzen Entwicklung in der interkalaren Zone stetig an Größe zunimmt (18, 53, 65, 85, 148 μ). Weiterhin lassen die Resultate erkennen, daß die großen Streckungsperioden vor dem Aufblühen und dem Öffnen des Fruchtköpfchens auf Streckungen des Gewebes zurückzuführen sind, denen jeweils Zellteilungen in vermehrter Anzahl voranzugehen scheinen. Die Schnitte des letzten Objektes, bei dem die Samen bereits ausgestreut waren, zeigen an den Markzellen mit großer Deutlichkeit die letzte Streckung des Schaftes überhaupt. Merkwürdig ist auch die schon anderweitig hier festgestellte Tatsache, daß die Zellen des assimilierenden Gewebes eine viel geringere Größe besitzen als solche der anderen Gewebekomplexe.

Interkalares Wachstum durch Streckung.

Um einen Begriff von dem Maße der Streckung eines Internodiums oder eines Schaftes zu erhalten, wurden zur Ergänzung der vorhergegangenen Untersuchungen die folgenden Messungen an Zellen aus verschiedenen Regionen eines und desselben Internodiums oder Schaftes vorgenommen, in einem Zeitpunkte, in dem das betreffende Objekt jeweils deutlich in interkalaren Wachstum begriffen war.

Die gefundenen Zahlen haben, was ja in der Natur der Sache liegt, nur relative Gültigkeit, da sich niemals die extremsten Werte aus beiden Zonen einer Gewebegruppe erfassen lassen. Die gefundenen Größen gelten somit nur für das betreffende Internodium in seinem

individuellen Stadium, wie es sich unter den gegebenen äußeren und inneren Faktoren entwickeln konnte. Sie lassen aber auch in gewissen Grenzen allgemeinere Schlüsse zu, z. B. auf die Spezies, für deren Zellgröße man einen charakteristischen, erblich festgelegten Mittelwert annehmen kann (vgl. Sierp, 29). Weiterhin liegen Fehler darin, daß in den Mikrotomschnitten eine Zellenreihe oft nicht in ihrer größten Breite getroffen ist, so daß die Zellen dann viel schmäler als in Wirklichkeit erscheinen; es lassen sich die Zellumina auch nur flächenhaft, nicht räumlich messen. Dann unterscheiden sich die einzelnen Zellen einer Gewebegruppe in ihren Maßen oft bedeutend voneinander; so sind bei Gramineen, sofern sie nicht überhaupt ganz hohlschäftig sind, die Zellen des Grundparenchyms gegen die zentrale Achse zu meist kürzer und breiter, gegen die Peripherie des Internodiums zu länger und schmäler Ähnliche Unterschiede zeigen sich auch in der Epidermis. Es ist Mühe darauf verwendet worden, solche Unterschiede in gebührender Weise zu berücksichtigen.

Gemessen wurde der besten Brauchbarkeit halber die mittlere Länge und die mittlere Breite — beide Begriffe im Sinne der Ausdehnung des Internodiums verstanden — von Zellen des Markes und der Epidermis, einmal aus der Partie der kleinsten Zellen, also in der interkalaren Zone, und aus der fertiggestreckten Region desselben Internodiums. Als festen Ausgangspunkt für die Messung der Höhe der interkalaren Zone, welche am verschiebbaren Objekttisch vorgenommen wurde, habe ich bei Gramineen den Mittelpunkt der Bastbündelkreuzungen im Knoten angenommen; der eigentliche äußere Knoten liegt höher und wird bekanntlich durch die Basalpartie der Vagina des Blattes gebildet. Die interkalare Zone, die als Zone der kleinsten Zellen angegeben ist, beginnt erst an der Stelle, wo die Scheide sich von dem von ihr umschlossenen Internodium zu trennen beginnt; soweit sie mit ihm verwachsen ist, zeigen die Zellen oft schon sehr bedeutende Streckungen. Die Zellen des Parenchyms wurden an Mikrotomlängsschnitten nach Zeichnungen mit dem Apparat von Abbe mit dem Zirkel gemessen und die gefundenen Werte in μ umgerechnet, um ein möglichstes Maß an Genauigkeit zu erzielen, oder wenn die Messungen an Handschnitten vorgenommen wurden, wie bei der Epidermis, auch mit dem Okularmikrometer.

Arrhenaterum elatius.

Oberstes Internodium, von der Infloreszenz bis zum Knoten 12 cm lang, fixiert am 5. Juni in Alkohol. Gemessen wurden je 50 Zellen des Markgewebes zweier Partien:

I. 1,1—1,2 mm über dem Knoten.

Mittlere Zellenlänge 22 μ; extremste gemessene Werte: 13 μ, 31 μ.
„ Zellenbreite 27 μ; „ „ „ 21 μ, 33 μ.

II. 0—20 mm unterhalb der Infloreszenz.

Mittlere Länge 178 μ; extremste Werte: 107 μ, 302 μ.
„ Breite 40 μ; „ „ 20 μ, 62 μ.
Mittlerer Streckungsquotient: Länge 8,09; Breite 1,48.

Phragmites communis.

Internodium 4 cm lang; fixiert 18 Juli in Flemmingscher Lösung. Gemessen wurden je 100 Zellen des Grundgewebes zweier Partien:

I. Bei etwa 2,7 mm über dem Knoten.

Mittlere Länge 18 μ; extremste Werte: 9 μ, 27 μ.
„ Breite 21 μ; „ „ 12 μ, 44 μ.

II. 0—12 mm unterhalb des nächsthöheren Knotens.

Mittlere Länge 100 μ; extremste Werte: 47 μ, 222 μ.
„ Breite 27 μ; „ „ 11 μ, 49 μ.
Mittlerer Streckungsquotient: Länge 5,55; Breite 1,28.

Molinia coerulea.

Oberstes Internodium ohne Infloreszenz 12 cm lang, fixiert 6. Juli in Flemmingscher Lösung. Gemessen wurden je 100 Zellen des Grundgewebes zweier Partien:

I. 1—1,4 mm über dem Knoten.

Mittlere Länge 7 μ; extremste Werte: 3 μ, 11 μ.
„ Breite 7 μ; „ „ 4 μ, 13 μ.

II. 0—20 mm unterhalb der Infloreszenz.

Mittlere Länge 138 μ; extremste Werte: 69 μ, 253 μ.
„ Breite 28 μ; „ „ 16 μ, 56 μ.
Mittlerer Streckungsquotient: Länge 19,71; Breite 4,00.

Messungen an Epidermiszellen aus denselben Partien an Mikrotomoberflächenschnitten desselben Objektes; die Zahlen sind Mittelwerte aus je 10 Messungen:
I. Zellenlänge 6 μ; II. Zellenlänge 121 μ.
Streckungsquotient (Länge) 20,16.

Lolium temulentum.

Vorletztes Internodium 2,5 cm lang, fixiert am 12. Juni in Alkohol. Gemessen wurden je 100 Zellen des Markes zweier Partien:

I. Bei etwa 2,7 mm über dem Knoten.

Mittlere Länge 17 μ; extremste Werte: 9 μ, 29 μ.
„ Breite 35 μ; „ „ 27 μ, 41 μ.

II. 0—10 mm unterhalb des obersten Knotens.

Mittlere Länge 135 μ; extremste Werte: 64 μ, 242 μ.
„ Breite 42 μ; „ „ 22 μ, 73 μ.
Mittlerer Streckungsquotient: Länge 7,94; Breite 1,20.

Holcus lanatus.

Vorletztes Internodium 2,5 cm lang, fixiert 21. Juni in Alkohol. Gemessen wurden je 100 Zellen des Grundparenchyms zweier Partien:

I. 1,7 mm über dem Knoten.

Mittlere Länge 12 μ, extremste Werte: 8 μ, 20 μ.
„ Breite 16 μ; „ „ 10 μ, 22 μ.

II. 0—10 mm unter dem letzten Knoten.

Mittlere Länge 126 μ; extremste Werte: 64 μ, 324 μ.
„ Breite 35 μ; „ „ 13 μ, 60 μ.
Mittlerer Streckungsquotient: Länge 10,50; Breite 2,18.

Alopecurus pratensis.

Vorletztes Internodium 7 cm lang, fixiert am 5. Juni in Alkohol. Gemessen wurden je 100 Zellen des Markgewebes zweier Partien:

I. 2,9 mm über dem Knoten.

Mittlere Länge 15 μ; extremste Werte: 9 μ, 23 μ.
„ Breite 24 μ; „ „ 18 μ, 31 μ.

II. 0—10 mm unterhalb des letzten Knotens.

Mittlere Länge 140 μ; extremste Werte: 75 μ, 260 μ.
„ Breite 40 μ; „ „ 22 μ, 60 μ.
Mittlerer Streckungsquotient: Länge 9,33; Breite 1,66.

Die nun folgenden Zahlen für die Ausdehnung der Epidermiszellen sind Mittelwerte aus je 10—30 Messungen meist nach Handschnitten; es zeigen sich hierin oft bedeutende Unterschiede und Extreme.

Triticum sativum.

Fixiert am 9. Juni in Alkohol. Gemessen wurden die Lumina der Zellen von der Epidermis.

I. Oberer, gestreckter Teil des 3. Internodiums (von oben).

Über Assimilationsgewebe.

Länge 199 μ, Breite 21 μ;
Zwergzellen Länge 6 μ, Breite 17 μ; } Wanddicke etwa 6 μ.

Über mechanischem Gewebe.

Länge 253 μ, Breite 14 μ;
Zwergzellen Länge 5 μ, Breite 14 μ; } Wanddicke etwa 5 μ.

II. Basaler Teil des vorletzten, ganz von der Scheide umschlossenen Internodiums; Unterschiede zwischen Epidermiszellen über Assimilations- und Bastparenchym sind kaum vorhanden.

Länge 10 μ, Breite 13 μ;
Zwergzellen Länge 6 μ, Breite 13 μ; } Wanddicke sehr gering.

III. Oberer Teil desselben vorletzten Internodiums, noch nicht völlig gestreckt, Zellwände sehr stark gebuchtet.

Lumina der Zellen über Assimilationsgewebe.

Länge 79 μ, Breite 24 μ;
Zwergzellen Länge 6 μ, Breite 14 μ; } Wanddicke etwa 1 μ.

Über mechanischem Gewebe.

Länge 110 μ, Breite 16 μ;
Zwergzellen Länge 19 μ, Breite 12 μ; } Wanddicke etwa 1 μ.

Streckungsquotient (im Mittel) aus II und III: Länge 9,45; Breite 1,53.

Avena sativa.

Vorletztes Internodium 5 cm lang, fixiert am 12. Juni in Alkohol. Messungen an Epidermiszellen.

I. Von der Spitze des Internodiums unter dem obersten Knoten. Unterschied zwischen Assimilations- und mechanischem Gewebe nicht deutlich. Lumina der Zellen.

Länge 296 μ (Extreme 120 μ, 540 μ!); Breite 21 μ.

Diese Längenextreme sind sehr merkwürdig; die längsten Epidermiszellen liegen stets in und neben der Reihe der Stomata.

Zwergzellen Länge 5—10 μ, Breite 19—22 μ.
Zellwanddicke etwa 2—3 μ.

II. Interkalare Zone.

Länge 75 μ, Breite 10 μ;
Zwergzellen Länge 5 μ, Breite 7 μ.
Streckungsquotient: Länge 3,94; Breite 2,10.

Das Internodium war schon über das Stadium der interkalaren Zellteilungen hinaus in die letzte Streckungsphase eingetreten.

Secale cereale.

Vorletztes Internodium, fixiert am 5. Juni in Alkohol.

I. Gestreckte Zone; Lumina der Zellen.

Über Assimilationsgewebe:

Länge 109 μ, Breite 10 μ;
Zwergzellen Länge 7 μ, Breite 10 μ; } Zellwanddicke etwa 3 μ.

Über mechanischem Gewebe.

Länge 173 μ, Breite 5 μ;
Zwergzellen Länge 12 μ, Breite 5 μ; } Zellwanddicke etwa 2 μ.

II. Interkalare Zone, Zellwand lamellig.

Über Assimilationsgewebe.

Länge 11 μ, Breite 10 μ;
Zwergzellen Länge 3 μ, Breite 10 μ.

Über Bastparenchym.

Länge 17 μ, Breite 7 μ;
Zwergzellen Länge 5 μ, Breite 7 μ.
Streckungsquotienten: Länge 9,99; Breite 1,00;
„ 10,17; „ 0,71.

Cyperus alternifolius.

Halm 13 cm lang, von der innersten Scheide fast bis zur halben Länge umschlossen, aus dem Gewächshaus am 4. Dez. An Handschnitten wurden je 200 Zellen des Markgewebes vom apikalen und basalen Ende des Halmes mit Okularmikrometer gemessen.

I. Oberes Ende des Halmes.
Mittlere Länge 114 μ; mittlere Breite 32 μ.

II. Interkalare Zone.
Mittlere Länge 11 μ; mittlere Breite 26 μ.
Streckungsquotient: Länge 10,36; Breite 1,27.

Plantago media (Blütenschaft).

Die interkalare Zone liegt hier unterhalb des Blütenstandes. Schaft 11 cm lang, vor Erscheinen der Sexualorgane fixiert am 11. Mai. Gemessen wurde lediglich die Länge der Zellen des zentralen Markes an Mikrotomlängsschnitten mit Okularmikrometer.

I. Unterhalb der Infloreszenz maßen 58 Zellen durchschnittlich je 53 μ.

II. An der Basis des Schaftes maßen 51 Zellen im Durchschnitt je 109 μ an Länge.

Streckungsquotient: 2,05.

Taraxacum officinale (Blütenschaft).

Hier liegt die interkalare Wachstumszone ebenfalls am apikalen Ende dicht unter dem Köpfchen. Gemessen wurden die Markzellen von zwei Blütenschäften verschiedenen Alters an Mikrotomlängsschnitten mit Okularmikrometer.

1. Blütenschaft 13,5 mm lang, Blütenköpfchen noch geschlossen. Fixiert am 3. Dez. in Flemmingscher Lösung. Gemessen wurden je 100 Zellen zweier Partien.

I. Unterhalb des Blütenköpfchens.
Mittlere Zellenlänge 18 μ; mittlere Zellenbreite 17 μ.

II. Aus dem basalen Teil.
Mittlere Länge 26 μ; mittlere Breite 28 μ.

2. Blütenschaft 11 cm lang, 2 Tage nach dem Blühen, das Köpfchen geschlossen; gemessen wurden je 50 Zellen zweier Partien.

I. Unterhalb des Köpfchens.
Mittlere Länge 65 μ; mittlere Breite 17 μ.

II. Partie von der Basis.
Mittlere Länge 80 μ; mittlere Breite 25 μ.

Diese hier gefundenen Zahlen und die daraus berechneten Streckungsquotienten stellen nur ein ungefähres Maß des interkalaren Streckungswachstums dar. Aber es drückt sich darin doch die bedeutende Längenzunahme der Zellen aus — und damit die des ganzen Internodiums

durch Streckung —, wenn sie aus dem embryonalen Stadium heraustreten. Diese Längenzunahme ist individuell verschieden für die einzelnen Spezies, aber im Grunde überall deutlich ausgeprägt, am wenigsten merkbar bei Taraxacum, weil hier, wie schon ausgeführt, die Verhältnisse etwas anders liegen.

Eine gewisse Korrelation zwischen dem Streckungswachstum der Zellen und der Organgröße scheint sich durch die Messungen an Gramineeninternodien zu ergeben. So beträgt das Verhältnis der Längsstreckung bei Parenchymzellen von Molinia etwa das Vierfache wie bei Phragmites. Ein oberstes Internodium von Molinia erreicht oft eine Länge bis über 1 m, während dasselbe bei Internodien von Phragmites niemals der Fall ist, da dessen Halm aus einer größeren Anzahl kurzer, etwas gestauchter Internodien aufgebaut ist.

Die hier gefundenen Zahlen für die Zellgrößen gliedern sich auch in die Gedanken von Sachs ein über die Beziehung der spezifischen Größe der Pflanzen zu ihrer Organisation. Er schreibt (25. VI.): „Wir können es als ein fundamentales Bildungsgesetz betrachten, daß die Gewebezellen echter Gewebepflanzen eine gewisse mittlere Größe einhalten, die etwa zwischen 0,02 und 0,09 mm schwankt, aber niemals auf weniger als 0,005 mm hinabsinkt.“ Die hier gefundenen Werte, z. B. für Cyperus alternifolius embryonal 11 μ, gestreckt 114 μ, liegen also an den Grenzen jener Sachsschen Normen, und solche Zellen zeigen vielleicht das überhaupt mögliche größte Streckungswachstum von Gewebezellen, wenn man von den Geweben mit besonderer Funktion wie Bast und Gefäßen absieht.

Die Gefäßbahnen in der interkalaren Wachstumszone.

Als Untersuchungsmaterial dienten vor allem die interkalaren Wachstumszonen verschiedener Gramineen in den verschiedensten Wachstums- und Altersstadien, und zum Vergleich damit Teile ausgewachsener Internodien. Ebenso wurden die interkalaren Zonen von Blütenschäften zur Untersuchung herangezogen. Alles wurde auf Längs- und Querschnitten studiert, die meist mit dem Mikrotom hergestellt und entsprechend gefärbt worden waren. Vor Eingang in die Untersuchungen, die sich hauptsächlich mit Gramineen, daneben auch mit Blütenschäften befassen, wird es nötig sein, sich den typischen Bau eines völlig ausgewachsenen und differenzierten Gramineengefäßbündels zu vergegenwärtigen, um ihn jeweils zum Vergleich heranziehen zu können.

Das Gramineengefäßbündel wird im ausgewachsenen Zustande umschlossen von einer dichten verholzten Scheide von Sklerenchym, die

meist bis nahe an die Epidermis heranreicht. Im Bündel selbst ist in dem inneren gegen das Zentrum des Internodiums zu gelegenen Teile meist deutlich der interzellulare Gefäßgang ausgebildet, in den von der peripherisch gelegenen Mitte des Bündels oft Ringe oder Schraubenbänder gedehnter oder zerrissener, funktionslos gewordener Primanen hineinragen. Diese Primanen sind Ring- oder Schraubengefäße, radial in einer Reihe vom Gefäßgang gegen die Mitte des Bündels zu angeordnet und an Bündeln in ausgewachsenen Internodien meist bedeutungslos. Zu beiden Seiten der Primanenreihe entwickelt sich je ein großes Tüpfelgefäß. Dieser wasserleitende Teil des Gefäßbündels, das Xylem, ist es, der uns hier vor allem interessiert, während das Phloem für die Untersuchungen nicht in Frage kam; im Xylem sind es eben vor allem die Leitungsbahnen, die der Wasserstrom in der Pflanze speziell durch die interkalare Wachstumszone der Internodien hindurch zu nehmen hat.

Eingehend konnten diese Verhältnisse an sukzessiven Querschnitten durch Internodien von Hordeum, Molinia u. a., besonders auch durch die basalen Teile samt Scheide und Knoten, verfolgt werden; weiterhin waren Untersuchungsobjekte Vegetationspunkte und wachsende Internodien von Phragmites communis, Avena sativa, Secale u. a.

Auf einem Querschnitt durch den ausgewachsenen Teil eines Internodiums kann man bei hohlschäftigen Gramineen meist einen Kreis von etwa 12 großen Gefäßbündeln beobachten. Im einzelnen Bündel fallen vor allem die beiden seitlichen großen Tüpfelgefäße auf; gewöhnlich ist auch der meist mit gedehnten oder zerrissenen Resten von Schrauben- und Ringgefäßen erfüllte Gefäßgang vorhanden. Diese großen Gefäße sind deutlich verholzt, vielfach ist ihre Wand netzartig verdickt.

Im völlig ausgewachsenen, nicht mehr streckungsfähigen Internodium dienen die großen Gefäße allein der Wasserversorgung, da sich ihre Kontinuität hier ohne Unterbrechung bis in den darunterliegenden Knoten verfolgen läßt. Die Leitung des Wassers findet immer nur vermittels toter Elemente statt.

Anders als in der gestreckten liegt das Verhältnis in der interkalaren Zone des Internodiums. Auf tiefergehenden Querschnitten bis zum Knoten läßt sich ein klares Bild davon gewinnen.

Wenn bei einem obersten etwa 10 cm langen Internodium von Hordeum im schon fertig gestreckten Teil des Gefäßbündels dieses die oben beschriebene für alle Gramineen typische Form aufwies, so zeigte sich etwa 6 mm über dem Knoten in dem noch interkalar wachsenden Teil ein anderes Bild. Die beiden großen seitlichen Gefäße hatten noch

nicht ihren endgültigen Durchmesser erreicht, ihre Wand war noch zart und noch nicht verholzt und sie führten noch einen Inhalt vom Plasma. Der interzellulare Gefäßgang war noch nicht vorhanden; seine Stelle nahmen zwei radial hintereinander gelegene Schraubenprimanen ein. Tiefer gehend, etwa 5 mm über dem Knoten, war das Bild das gleiche, nur daß die seitlichen Tüpfelgefäße noch kleiner und reichlicher mit Plasma erfüllt waren. In der Folge, nach unten zu, verschwinden sie überhaupt ganz im Vasalparenchym und lassen sich auf Querschnitten weder durch besondere Größe, Inhalt oder Struktur von den umgebenden Zellenreihen unterscheiden. Die Primanen dagegen, die, im Bündel ihrem histologischen Alter nach von innen gegen die Peripherie des Sprosses zu angeordnet, in einer medianen Reihe liegen, sind in der interkalaren Zone ununterbrochen vorhanden und nehmen gegen den Knoten zu tiefer an Zahl zu. Wenn ihrer sonst gewöhnlich 2—3 vorhanden waren, so sind es jetzt dicht über dem Knoten meist 4—5, wo sie sich auch gewöhnlich ihrer Reihenanordnung begeben. Der gesamte Bündelkreis rückt hier auch weiter nach innen gegen die zentrale Achse des Internodiums und von der Peripherie her differenzieren sich meist in der Mitte zwischen zwei alten je ein neues kleines Bündel mit meist einer winzigen Primane (Molinia).

Im Knoten selbst verändert sich das Querschnittsbild. An Stelle der in radialen Reihen angeordneten Ring- und Schraubengefäße sind meist sehr reichlich und regellos ausgebildete und verlaufende Netzgefäße vorhanden, jene dagegen nur angedeutet oder oft ganz geschwunden. Gleichzeitig verlaufen auch vielfach meist radial schräg durch den Knoten ganze Bündel von embryonalen Bastzellen, die noch Plasma und Kern enthalten.

Schon diese Querschnitte ließen erkennen, daß durch die interkalare Zone hindurch lediglich die Primanen die Kontinuität der Wasserbahnen aufrechterhalten. Noch deutlicher waren diese Verhältnisse an Längsschnitten zu verfolgen, die zugleich einen Einblick in die Anlage und Entwicklung der Gefäße überhaupt geben.

Zweifelsohne geht die Entwicklung so vor sich: Im morphologisch jüngsten, embryonalen Stadium eines Internodiums — im weiteren Sinne in der interkalaren Zone — treten zuerst kleine Ringtracheiden von oft außerordentlicher Länge auf, die an einer bedeutenden Streckung des umliegenden Gewebes teilnehmen. An einem medianen Längsschnitt durch den Vegetationsscheitel und die obersten sechs Internodien eines Halmes von Phragmites communis, die insgesamt ungefähr 14 mm maßen, zeigten sich schon vielfach in dem noch kaum differenzierten

Gewebe primane Stränge von Ring- und Schraubengefäßen von sehr kleinem Durchmesser, die kontinuierlich ohne eine Unterbrechung mehrere Internodien durchzogen. In einem Falle seien die Maße einer solchen Tracheide hier wiedergegeben. Sie war etwa 750 μ lang auf einem Mikrotomlängsschnitt getroffen und erstreckte sich über das dritte und vierte Internodium — vom Vegetationspunkt aus gerechnet — ohne jegliche Unterbrechung. Die axialen Längen der beiden Internodien betrugen etwa 240 μ und 390 μ. Diese Tracheide hatte einen Durchmesser von etwa 3,5 μ. Bei fertig gestreckten Internodien zeigen solche Ring- oder Schraubengefäße einen Durchmesser von 40 μ und mehr, bei denen die Leistendicke der Gefäßwandversteifungen noch etwa 4 μ beträgt. Die großen Tüpfelgefäße sind gewöhnlich noch breiter; sie zeigen meist ein Querlumen von über 50 μ. — Diese nun vorhin angeführten Ringgefäße sind einer großen passiven Dehnung fähig. Sie liegen im innersten Teil des Bündels gegen das Zentrum des Internodiums zu. Oft sieht man in späteren Stadien, wenn größere an sie nach außen sich radial anlegende Schraubengefäße ihre Funktion übernommen haben, wie die Gefäßwand zwischen zwei infolge der Streckung auseinanderliegenden Ringen sanduhrförmig eingesunken ist, ein Beweis dafür, daß sie funktionslos geworden sind.

Die stufenweise Entwicklung dieser verschiedenen Gefäßarten ist im allgemeinen bei Eintritt der Zellstreckung schon abgeschlossen; die beiden großen seitlichen Tüpfelgefäße beginnen sich dann für ihre Funktion auszubilden.

Die Schraubengefäße zeigen gewöhnlich ein größeres Lumen als die ursprünglichen Ringgefäße, so daß auf Querschnitten das älteste Ringgefäß den kleinsten, das jüngste Schraubengefäß den größten Querschnitt von allen Primanen besitzt. Die Schraubentracheen sind in gleicher Weise wie die Ringgefäße außerordentlich streckungsfähig. Man findet auf Längsschnitten Schraubenbänder in allen Dehnungszuständen. Oft finden auch Zerreißungen statt. An solchen Zerreißungsstellen kann man nun zuweilen bemerken, wie sich in der entstehenden Lücke eine junge, neu angelegte Trachee mit engen Schraubenwindungen zwischen die beiden Enden einschiebt, so daß die Kontinuität stets aufrechterhalten bleibt, wie dies z. B. auch Nathansohn an Freesia refracta beobachten konnte (21).

Nur diese beiden Arten von Gefäßen, Ring- und Schraubengefäße, treten in den interkalar wachsenden Zonen der Internodien bei den Gramineen und in gleicher Weise bei den Blütenschäften auf und erhalten hier die Kontinuität der Wasserbahnen.

Als die morphologisch jüngsten Gefäße der Gramineen kann man also die Netz- und Tüpfelgefäße bezeichnen. Die Netzgefäße finden sich besonders klar ausgeprägt in den Knoten; aber auch die großen seitlichen Tüpfelgefäße zeigen, wie schon erwähnt, vielfach in ausgewachsenen Internodien Netzstruktur ihrer Wand. An solchen Gefäßen läßt sich auch sehr gut die Entstehung von Gefäßsträngen aus einzelnen Gefäßgliedern beobachten. Die Gefäßglieder gehen aus großen zarten, protoplasmaerfüllten, zylindrischen Zellen hervor, die im Gewebe schon durch ihre Größe und regelmäßig reihenweise Anordnung auffallen; langsam bilden sich dann ihre Wandverdickungen aus. Wo zwei solcher Gefäßzellen mit ihren meist senkrechten Querwänden sich zusammenlegen und miteinander verschmelzen, erfolgt ein Durchbruch dieser Membran, und es tritt eine Kommunikation durch große runde Löcher oder Tüpfel ein. Diese Tüpfel in der Querwand sind oft, besonders bei regelmäßig longitudinaler Ausbildung des Gefäßes nur noch als schmale Ringleiste im sonst kontinuierlichen Strang zu erkennen, wie es sehr deutlich oft Molinia zeigt. Mit der Fertigbildung der Gefäße schwindet auch der Protoplasmainhalt völlig aus ihnen, ohne, wie etwa in vertrocknenden Zellen, Rudimente zurückzulassen.

Diese meist aus kurzen, sehr weitlumigen Tracheen sich zusammensetzenden Netzgefäße im Knoten, die hier in großer Anzahl vorhanden sind, dienen jedenfalls neben der Leitung auch der Speicherung des Wassers. Außerdem dürften sie auch, wie die Netzstruktur ihrer Wände schließen läßt, als Ganzes vielfach mechanischen Zwecken dienen.

Die großen seitlichen Tüpfelgefäße der Gramineenbündel werden am oberen Ende der interkalaren Wachstumszone angelegt. Ihre Bildung wird korrelativ durch die Abnahme und den schließlichen Verlust der Wachstums- und Streckungsfähigkeit des Gewebes ausgelöst. Auf Quer- und Längsschnitten läßt sich ihre Anlage genau verfolgen. Auf Längsschnitten kann man neben dem meist schon etwas gedehnten jüngsten Schraubengefäß häufig einen langen Strang zylindrischer, plasmaerfüllter Zellen (Fig. 7) erkennen, die durch ihre Größe und die Regelmäßigkeit ihrer Anordnung sofort auffallen. In der eigentlichen interkalaren Wachstumszone verschwinden sie völlig im Vasalparenchym, im fertig gestreckten Teil des Internodiums sind auch sie fertig ausgebildet, die Zwischenwände ihrer einzelnen Gefäßglieder sind aufgelöst, der Plasmakörper verschwunden, die Membran verholzt. Ist das Internodium völlig ausgewachsen, sind auch die großen seitlichen Gefäße in seinen Gefäßbündeln durch das ganze Internodium hindurch kontinuierlich ausgebildet und in Funktion. Bezüglich ihrer Aufgabe während

der Zeit des interkalaren Wachstums kann man sagen, daß sie in der interkalaren Zone selbst ja noch nicht der Wasserleitung dienen können; wo aber oberhalb davon ihre Querwände gelöst und sie zu fertigen Gefäßen ausgebildet sind, treten sie auch in Funktion. Durch seitliche Filtration nehmen sie den Wasserstrom aus den Primanen auf.

Die Kontinuität der Wasserbahnen durch die interkalaren Wachstumszonen von Blütenschäften, z. B. Plantago, wird ebenfalls lediglich durch etliche Schraubenprimanen aufrechterhalten, die oft bei der Streckung des Gewebes weitgehend auseinandergezogen sind. Die Gefäßbahnen an der Basis des Blütenschaftes von Plantago media werden gewöhnlich durch einige Schraubentracheen dargestellt, an die sich Tüpfelgefäße mit netziger Wandstruktur anlagern, bei denen vielfach noch die Zwischenwände zwischen den einzelnen Gefäßgliedern sichtbar angedeutet sind.

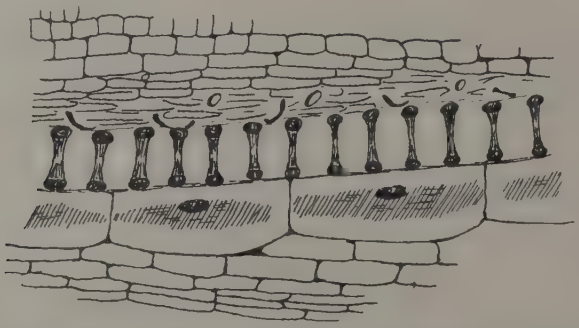


Fig. 7. Phragmites communis, Anlage eines Tüpfelgefäßes. Vergr. 333 1/3.

Was für die Kenntnis des interkalaren Wachstums besonders bei den Gramineen an den Gefäßbahnen von Bedeutung ist, nämlich die Anlage der Gefäße überhaupt und die Aufrechterhaltung ihrer Kontinuität in dieser interkalaren Zone läßt sich klar erkennen. Bei den Gramineen sind die Verhältnisse darin noch kompliziert, daß der Halm aus mehreren Internodien besteht, von denen jeweils nur eines im interkalaren Wachstum begriffen ist; die darunter gelegenen sind meist schon ausgewachsen und zeigen durchgehend die Kontinuität der großen Gefäße.

Die Kontinuität der Wasserbahnen in den jüngsten, noch in innerer Differenzierung und noch nicht in Streckung begriffenen Teilen wird schon durch einzelne Ring- und Schraubentracheen aufrechterhalten.

Ist der oberste Teil eines Internodiums schon endgültig gestreckt und ausgewachsen, so sind in diesem Teil die beiden großen Tüpfelgefäße in Funktion; außerdem ist oft der Gefäßgang ausgebildet.

In der eigentlichen interkalaren Zone wird die Kontinuität der Wasserbahnen lediglich durch die Primanen aufrechterhalten; zuweilen ist der Gefäßgang angedeutet.

Diese Erscheinung ist auch gewebemechanisch von Bedeutung. In den fertig ausgebildeten Teilen (fertiges Internodium, Knoten) finden sich Gefäßbahnen, deren Wände versteift und verholzt und nicht mehr streckungsfähig sind. Elemente dagegen, die einem aktiven Wachstum des umliegenden Gewebes keinen oder nur wenig Widerstand entgegensetzen (Ring- und Schraubengefäße), bilden vorwiegend oder ausschließlich die Wasserbahnen der interkalaren Zone.

Bezüglich der Anlage der großen Gefäße nahm Harting an, daß die transversale Ausdehnung die wahrscheinliche Ursache von der Entstehung der Löcher in den Querscheidewänden sei, welche ursprünglich die Gefäße voneinander trennten. Diese Anschauung ist sicher in dem vorliegenden Falle unrichtig, da die Gefäßzellen schon ihre spätere endgültige Breitenausdehnung im embryonalen Zustand besitzen.

Was nun den Anschluß und den Übergang der Leitbahnen des Knotens zu den Primanen in der interkalaren Zone und von diesen zu den großen Gefäßen anlangt, so spielen hierbei seitliche Filtration, über die sogenannte „Verbindungsbrücke" der großen Gefäße, und auch Anastomosen die Hauptrolle.

Ob dem interzellularen Gefäßgang, der oft im weiteren Verlauf der Entwicklung die Stelle der Primanen einnimmt, und wie ihn viele Gramineen (Zea mays) ausgesprochen besitzen, andere (Molinia, Dactylis glomerata, Phragmites) nur kaum angedeutet haben, jene Bedeutung als Wasserbahn im allgemeinen zukommt, wie es Strasburger annimmt (S. 349, 576/77) und M. Buchholz besonders für Cyperus bestätigt, läßt sich auf Grund der anatomischen Untersuchungen nicht allgemein entscheiden.

Eine Frage bleibt durch diese Untersuchungen noch offen: Das ist die nach der verschiedenen Querschnittsfläche und Weite der gesamten Gefäßbahnen im ausgewachsenen Teil des Internodiums und in der interkalaren Zone; und damit gleichzeitig auch nach dem Leistungsvermögen und der wirklichen Leistung im Wassertransport, woraus sich nach Berechnungen von M. Buchholz ein augenscheinliches großes Mißverhältnis ergibt. Sie fand z. B. für Gramineen mit ausgeprägtem Gefäßgang (Sorghum, Setaria, Phalaris, Lolium) Verhältnisse von 1:2 bis 25, bei solchen mit undeutlichem Gefäßgang (Elymus, Avena) Verhältnisse von 1:3—57 zwischen dem Querschnitt der Leitungsbahnen der interkalaren und der gestreckten Zone. Solche Berechnungen können,

wie schon die angegebenen äußerst schwankenden Zahlen beweisen, jedenfalls nur sehr problematisch sein, da sie von vielen unbekannten oder schwer faßbaren biologischen Faktoren und der Methodik der Berechnung abhängen, außerdem eine größtenteils teleologische Fragestellung voraussetzen. Für die Blätter ist nach der Ansicht Hubers in letzter Linie nicht die Wasseraufnahme durch die Wurzeln, sondern die Wasserzufuhr durch die Leitbahnen maßgebend. Hier besteht jedenfalls die Annahme von Strasburger zu Recht, daß die obere Erweiterung der Gefäßbahnen nur Zwecken der Wasseraufspeicherung dienen könne; d. h. daß eben die Zahl und die Leistungsfähigkeit der Wasserbahnen, auf deren Gesamtquerschnittsfläche berechnet, bei der ausgewachsenen Pflanze viel größer sind, als es maximal für sie erforderlich wäre. Außerdem regelt sich bei Gramineen der Wasserverbrauch der Sproßteile, die sich oberhalb des wachsenden Internodiums befinden, in der Weise ökonomisch, da das nächsthöhere Internodium erst in das interkalare Wachstum eintritt, wenn das daruntergelegene schon gestreckt ist und so vor allem seine großen Gefäße schon ausgebildet hat.

Zusammenfassung.

Das interkalare Wachstum ist, wo es auftritt, stets ein Längenwachstum. Die interkalare Wachstumszone stellt eine Region meristematischen Gewebes dar, in welcher sich Zellen neu durch Teilung bilden, während gleichzeitig ober- und unterhalb davon die Zellen des Gewebes fertig gestreckt sind und keine Teilungsfähigkeit mehr besitzen. Diese genannte Zone kann nun an der Basis (Glumifloren) oder an der Spitze (Blütenschaft von Taraxacum, Plantago) des wachsenden Gliedes liegen.

In seltenen Fällen befindet sie sich auch in der Mitte des Internodiums.

Die Zellteilungsfiguren zeigen mit äußerster Regelmäßigkeit, daß das Wachstum nur in der Richtung der Längsachse des wachsenden Gliedes vor sich geht. Die Achsen der Kernspindeln liegen immer parallel zur Längsachse, die Äquatorialplatten horizontal. Daraus ergibt sich, daß die Verhältnisse hier anders liegen als bei einem Vegetationspunkt mit einer Scheitelzelle. Die interkalare Vegetationszone kann nur bis zu einem gewissen Punkte, wo die endgültige Größe des Internodiums erreicht ist, und auch nur in die Länge wachsen.

Die Zellstreckungen, die beim interkalaren Wachstum ebenfalls eine Rolle spielen, variieren in ihrer Größe zwischen den einzelnen Spezies und auch individuell, können aber oft, wie bei Molinia, ganz erheblichen Anteil am Wachstum haben. Im allgemeinen läßt sich sagen,

daß die Streckungen bei den Glumifloren viel größer und viel regelmäßiger sind als bei den betrachteten Blütenschäften.

Der Transport des Wassers durch die meristematische Zone hindurch zu höheren Sproßteilen erfolgt ausnahmslos durch primane Gefäße, da solche Gewebeelemente einer Gewebestreckung keinen nennenswerten Widerstand entgegensetzen. Bei Gramineen werden die Zellen der großen Gefäße erst in dieser Zone mit denen des anderen Gewebes zugleich angelegt.

Das interkalare Wachstum zeigt sich in einer Streckung des wachsenden Gliedes, was natürlich, wie die Untersuchungen ergeben, auf Zellenstreckung beruht; dieser Zellenstreckung geht ihrerseits, wenn das Wachstum eine Zeitlang fortdauert, stets eine Zellenvermehrung durch mitotische Teilung voraus.

Was die Lage der interkalaren Wachstumszone anlangt, so ist sie mechanisch bedingt und darin für die Pflanze von äußerstem Vorteil. Bei Glumifloren liegt sie an der Basis des Halmes oder des Internodiums, da sie hier von den Scheiden der Blätter umschlossen und gestützt wird. Bei Blütenschäften, die ein solches Schutzorgan meist nicht besitzen, liegt sie dicht unter der Infloreszenz, da sie hier mechanisch am wenigsten in Anspruch genommen wird, jedenfalls viel weniger, als wenn sie sich in der Mitte oder gar an der Basis befände. Zudem hat doch der Blütenschaft wie der Glumiflorenhalm noch seinen Blütenstand an der Spitze zu tragen.

Aus den weitgehend übereinstimmenden Ergebnissen dieser Untersuchungen läßt sich der Schluß ziehen, daß bei allen Sprossen, Internodien und Schäften, bei denen interkalares Wachstum an der Entwicklung beteiligt ist, dieses in gleicher oder jedenfalls nur wenig modifizierter Weise vor sich geht, wie es hier festgestellt wurde.

Diese Arbeit wurde im botanischen Institut der Univertität Halle ausgeführt. Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. G. Karsten, unter dessen Anregung und reger Anteilnahme die Arbeit entstand, sage ich noch für seine unermüdliche Unterstützung meinen herzlichsten Dank.

Literaturverzeichnis.

1. Amelung, E., Über mittlere Zellgrößen. Flora, Bd. 77, 1893.
2. Askenasy, E., Über eine neue Methode, um die Verteilung der Wachstumsintensität in den wachsenden Teilen zu bestimmen. Verh. d. Naturhist.-med. Vereines zu Heidelberg. N. S., II. Bd., 2. Heft. 1881.
3. de Bary, A., Vergleichende Anatomie der Vegetationsorgane. Leipzig 1877.
4. Buchholz, M., Über die Wasserleitungsbahnen in den interkalaren Wachstumszonen monokotyler Sprosse. Flora, Bd. 114, 1921.

5. Falkenberg, P., Vergleichende Untersuchungen über den Bau der Vegetationsorgane der Monokotyledonen. Stuttgart 1876.
6. Giesenhagen, K., Studien über Zellteilungen im Pflanzenreiche. 1905.
7. Grisebach, A., Beobachtungen über das Wachstum der Vegetationsorgane. Arch. f. Naturgesch., 9. Jahrg., I. Bd., 1843.
8. Haberlandt, G., Physiologische Pflanzenanatomie. 6. Aufl. Leipzig 1924.
9. — Über Scheitelzellwachstum bei den Phanerogamen. Graz 1880.
10. Hackel, E., Monographia festucarum europaearum. 1882.
11. Harting, M. G., Mikrometrische Untersuchungen über die Entwicklung der Elementarteile des jährlichen Stammes der Dikotylen. Linnaea, Bd. 19, 1847.
12. Hofmeister, W., Handbuch der physiologischen Botanik, 1867.
13. Huber, B., Die Beurteilung des Wasserhaushaltes der Pflanze. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 64, 1925.
14. Jost, L., Pflanzenphysiologie, 4. Aufl. 1923.
15. Klebs, G., Über die Längenperiode der Internodien. Sitzungsber. d. Heidelb. Ak. d. Wiss., Math.-Nat. Kl., 1926, 7.
16. König, F., Morphologische Studien über den Bau des Getreidehalmes. Ztschr. f. angew. Bot. 1928, Bd. X, H. 6.
17. Krabbe, G., Ein Beitrag zur Kenntnis der Struktur und des Wachstums vegetabilischer Zellhäute. Pringsh. Jahrb., Bd. 18, 1887.
18. — Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen. Berlin 1886.
19. Lange, Th., Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Gefäße und Tracheiden. Flora 1891.
20. Miyake, K., Über das Wachstum des Blütenschaftes von Taraxacum. Beih. z. bot. Zentralbl., Bd. 16, H. 3. 1904.
21. Nathansohn, A., Beiträge zur Kenntnis des Wachstums der trachealen Elemente. Pringsh. Jahrb. f. wiss. Bot., Bd. 32, 1898.
22. Pfeffer, W., Pflanzenphysiologie. Leipzig 1904.
23. Rothert, W., Über den Bau der Membran der pflanzlichen Gefäße. Krakau 1899.
24. Sachs, J., Lehrbuch der Botanik. 4. Aufl. 1874.
25. — Physiologische Notizen VI. und VII. Flora, Bd. 77, 1893.
26. Schuepp, O., Meristeme. 1926. Aus Linsbauer, Handbuch der Pflanzenanatomie, 1. Abt., 2. Teil Histologie, Bd. 4.
27. Schwendener, S., Das mechanische Prinzip im anatomischen Bau der Monokotylen. 1874.
28. — u. Krabbe, G., Über die Beziehungen zwischen dem Maß der Turgordehnung und der Geschwindigkeit der Längenzunahme wachsender Organe. Pringsh. Jahrb., Bd. 25, 1893.
29. Sierp, H., Über die Beziehungen zwischen Individuengröße, Organgröße und Zellgröße. Pringsh. Jahrb., Bd. 53, 1914.
30. Strasburger, E., Lehrbuch, 17. Aufl., 1928.
31. — Über den Bau und die Verrichtung der Leitungsbahnen in den Pflanzen Histol. Beitr., III, 1891.
32. — Zellbildung und Zellteilung. 3. Aufl., 1880.
33. Tischler, G., Allgemeine Pflanzenkaryologie, 1922. Aus Linsbauer, Handb. d. Pflanzenanat., Allg. Teil, Bd. 2.
34. Weiß, G. A., Anatomie der Pflanzen. Wien 1878.
35. Westermaier, M., Beiträge zur Kenntnis des mechanischen Gewebesystems. Monatsber. d. k. pr. Ak. d. Wiss. aus d. J. 1881.

Archegoniatenstudien.

Von K. Goebel.

XIX. Ähnlichkeiten und Parallelbildungen bei Farnen.

Mit 20 Abbildungen im Text.

§ 1. Einleitung.

Jedem, der die Organbildung der Farne, namentlich die der leptosporangiaten Farne, vergleichend betrachtet, muß auffallen, daß vielfach anscheinend gleiche Gestaltungsverhältnisse in verschiedenen Gruppen wiederkehren.

Eine genauere Untersuchung zeigt dann, daß diese Übereinstimmungen verschiedener Art sein können. Entweder handelt es sich nur um Ähnlichkeiten, d. h. um eine äußerliche Übereinstimmung oder um Parallelbildungen, d. h. um solche, die durch dieselben Entwicklungsvorgänge zustande gekommen sind. Der Unterschied zwischen beiden ist freilich keineswegs ein fester. Bei der Unvollkommenheit unserer Untersuchungsmethoden ist es ganz gut möglich, daß auch solche Übereinstimmungen, die wir zurzeit als Parallelbildungen betrachten, sich später nur als Ähnlichkeiten erweisen werden.

Sowohl Ähnlichkeiten als Parallelbildungen haben in der Farnsystematik eine verhängnisvolle Rolle gespielt, weil man sie vielfach als Merkmale für die Beurteilung der verwandtschaftlichen Zusammengehörigkeit benutzte. Die Beispiele dafür werden aus dem Folgenden hervorgehen. Es sei hier nur eines genannt, das zeigt, daß man bis in die neueste Zeit sich durch eine bloße Ähnlichkeit irreführen läßt.

Adiantum wurde zu den Pterideen offenbar nur deshalb gestellt, weil der umgeschlagene Blattrand (auf dessen Unterseite die Sori sitzen) mit dem äußeren Indusium von Pteris (im weitesten Sinne) Ähnlichkeit hat. Es ist das aber nicht einmal eine Parallelbildung, sondern nur eine rein äußerliche Ähnlichkeit. Wenn man Adiantum wegläßt, wird die Umgrenzung der Pterideen eine viel brauchbarere[1]).

1) Vgl. F. O. Bower, The ferns. Vol. III (1928), p. 40. Ebenso ließ man sich lange Zeit durch eine rein äußerliche Ähnlichkeit zwischen dem Indusium einer Cyathea und einer Diacalpe täuschen.

In anderen Fällen waren selbst die Parallelbildungen leicht als solche zu erkennen und wurden deshalb nicht systematisch verwertet. Einige mögen genannt sein.

1. Die „nierenförmigen" Blätter bei Adiantum reniforme, Lindsaya reniformis, Pterozonium reniforme, Trichomanes reniforme. Sie sind wirkliche Parallelbildungen, bedingt durch die gleichmäßige Tätigkeit des Kostal-, Inter- und Intrakostalmeristems[1]). Wenn man die Primärblätter mit berücksichtigt, kommen solche nierenförmigen Blätter noch bei einer Menge anderer Farne vor. Es liegt also bei den oben genannten Farnen ein Beispiel für eine Erscheinung vor, die der Verf. bei einer größeren Anzahl von Pflanzen nachweisen konnte, die, daß manche Arten eine Blattform dauernd beibehalten, die bei anderen nur als vorübergehendes Jugendstadium auftritt.

Eine ganze Anzahl anderer Blattformen, z. B. das einfache ungeteilte Blatt mit von einer Mittelrippe annähernd rechtwinkelig abgehenden Seitennerven, treten gleichfalls als Parallelbildungen auf. Es sei nur erinnert an Scolopendrium, Asplenium Nidus, Cyathea sinuata u. a. Indes kann man vielleicht sagen, daß jede der verschiedenen Blattgestaltungen der Farne in verschiedenen Parallelbildungen auftrete. Daß diese Parallelbildungen nicht etwa durch gleichartige „Anpassung" entstanden sein können, braucht kaum bemerkt zu werden.

Dasselbe gilt auch für andere Fälle, namentlich auch für die verschiedene Sorusgestaltung. Coenosori, „Zerfließen" der Sori auf den Blattnerven, Verkümmern des Indusiums und andere Abänderungen sind gleichfalls in verschiedenen Farngruppen aufgetreten. Einzelne Beispiele dafür mögen unten noch angeführt werden.

2. Die geschlossene Nervatur anstelle der offenen ist in den meisten Farngruppen in mehr oder minder starker Verbreitung vorhanden.

Unter den Eusporangiaten bei der Marattiacee Kaulfussia, und der Ophioglossacee Ophioglossum. Unter den Leptosporangiaten sind wohl nur die Gleicheniaceen und Osmundaceen als mit ausschließlich offener Blattnervatur versehen anzuführen. Vereinzelt treten Formen mit geschlossener Nervatur auf bei Schizaeaceen (Aneimiaarten, Lygodium lanceolatum, heterodoxum u. a.) und bei Hymenophyllaceen (Trichomanes diversifolium), während bei den Polypodiaceen zahlreiche Beispiele angeführt werden können. Man kann sich das Verhalten der Nervatur

1) Vgl. Goebel, Organographie II, 3. Aufl. 1930. S. 1176.

wohl nur so vorstellen, daß man annimmt, daß der „geschlossene" Typus wiederholt als Parallelbildung aufgetreten ist.

3. Dasselbe gilt von den Knospen, die an der Spitze der Blätter mancher Farne auftreten und durch eine Verlängerung der Rhachis von der Mutterpflanze entfernt werden. Unter Verweisung auf die in Organographie, 3. Aufl, S. 1225—1228 angeführten Beispiele sei hier nur erinnert an das übereinstimmende Verhalten der Schizaeacee Aneimia rotundifolia und der Polypodiacee Adiantum Edgeworthi.

4. Hygrophytische Vereinfachung des Blattbaues (Wegfall der Spaltöffnungen, keine Arbeitsteilung im Assimilationsgewebe) findet sich vereinzelt bei Cyatheaceen [1]) (Hymenophyllopsis), Osmundaceen (Leptopteris), Polypodiaceen (Asplenium obtusifolium) allgemein bei den Hymenophyllaceen. Die Beziehungen zu den Lebensbedingungen treten hier deutlich hervor.

5. Parallelbildungen kehren auch sonst in der Anatomie der Farne wieder. Es sei nur erinnert an das Vorkommen von Schließzellen innerhalb einer Epidermiszelle, welches zuerst für Aneimia, später auch bei Niphoboius-Arten, Drymoglossum heterophyllum und Monogramme [2]) gefunden wurde. Dasselbe gilt z. B. von dem Auftreten von „Steinzellnestern" in den Sproßachsen, das in verschiedenen Farngruppen bekannt ist und von den „clathraten" Schuppen, die bei den Vittariaceen, aber auch in anderen Verwandtschaftskreisen auftreten.

In nur wenigen Fällen können wir diese Parallelbildungen als „Anpassungen" an gleichartige Lebensverhältnisse betrachten. So z. B. bei der Vereinfachung des Blattbaues „hygrophiler" Farne. Freilich wissen wir auch in diesem Falle nicht, wie diese Anpassungen zustande gekommen sind, d. h. ob sie nur Ausnützungen von durch „innere Ursachen" entstandenen Bauverhältnissen darstellen oder unter dem Einfluß der Außenbedingungen sich entwickelt haben.

Auf diese allgemeinen Fragen soll aber hier nicht eingegangen werden, sondern nur auf die nach der Verwertung der Parallelbildungen für systematische Zwecke.

Sie war, wie man das ja erwarten konnte, keine konsequente. Man verhielt sich verschieden, je nachdem das Vorhandensein von Parallelbildungen leicht oder schwer erkennbar war.

Ein Beispiel für die erstere Gruppe bildet der Vergleich von Pteris und Lindsaya.

---

1) Diese Gattung sei der Einfachheit halber unter den Cyatheaceen aufgeführt. Vgl. im übrigen Flora, Bd. 124.

2) Vgl. Flora, Bd. 117, S. 114.

Bei Pteris stehen bekanntlich die Coenosori auf einem „intermarginalen Verbindungsstrang der Aderenden“ (Diels in Natürl. Pflanzenfamilien I, 4, S. 287) oder einer „Anastomose der Nervenenden“ (Christ, Farnkräuter der Erde, S. 161). Die letztere Bezeichnung nimmt an, daß dieser sympodiale Verbindungsstrang einem vollständigen Nerven, also einem mit „Gefäß“teil und „Sieb“teil versehenen entspricht. Es kann sich aber auch nur um einen Tracheidenstrang handeln. An durchsichtig gemachten Blättern von Pteris serrulata waren die eigentlichen Blattnerven heller als der randständige Verbindungsstrang. Das dürfte darauf beruhen, daß der letztere zahlreichere und weitere Tracheiden besitzt als die ersteren. Man kann die Verbindungsstränge als in ihrem anatomischen Bau (in Verbindung mit der Sorusbildung) abgeänderte Nerven auffassen. Es mögen deshalb diese Verbindungsstränge im folgenden kurzweg als Nerven bezeichnet werden.

Das Zustandekommen der fertilen Randnerven kann man auch am fertigen Blatte noch erkennen, wenn man die Spitzen fertiler Fiedern betrachtet. Diese endigen z. B. bei Pt. serrulata mit einem sterilen Endteil. Aber beim Übergang von diesem in den fertilen Teil findet man nicht selten einzelne Sori, die am Ende eines Nerven stehend, von einem einfachen (nicht einem als einheitlicher Hautrand erscheinenden Coeno-) Indusium bedeckt sind. Hier ist also kein Sympodialnerv sichtbar. Der Sorus ist nach oben und unten von Parenchym begrenzt.

Andere stärker in der Richtung des Blattrandes ausgedehnte Sori haben an dem fertilen Nerven nach oben und nach unten die Bildung eines Nervenfortsatzes bedingt (Fig. 1383 A in Goebel, Organographie, 3. Aufl., S. 1295). Es sieht aus, als ob der Nerv, um die größere Sporangienmenge aufnehmen zu können, sich gegabelt hätte. Am Ende des fertilen Sympodialnerven kann man solche, dem Blattrande parallel verlaufende Nervenäste finden, die noch von dem fertilen Sympodialnerven durch Parenchym getrennt und von einem vorspringenden Lappen des Randindusiums bedeckt sind. Wird auch dieses Parenchym durch die weitere Fortsetzung der Nerven überbrückt, so entsteht ein einheitlicher Sympodialnerv. Dieser kommt also nach dieser Darlegung dadurch zustande, daß die durch die Ausdehnung der Sori in der Längsrichtung des Blattes veranlaßte „Gabelung“ der Nerven eine Verschmelzung dieser Äste nach oben wie nach unten in der Längsrichtung der fertilen Blattfiedern zur Folge hat.

Ganz ebenso verhalten sich nun z. B. Arten einer nicht zu den Pterideen gehörige Gattung: Lindsaya.

Wenn z. B. die in Fig. 1 abgebildete Lindsaya botrychioides allein bekannt wäre, so hätten sie die Systematiker wohl zu den Pterideen gestellt. Die Coenosori stehen auf einem „Kommissuralnerv" wie bei Pteris, ein inneres Indusium ist, wie bei Pteridium, vorhanden. Aber da es Lindsaya-Arten mit Einzelsoris und Übergängen zu Coenosoris gibt, so war natürlich die Vereinigung mit den Pterideen nicht möglich. Wenn wir an Übergangsformen das Zustandekommen der Coenosori verfolgen, so sehen wir, daß es auch hier durch seitliche Ausdehnung der Einzelsori erfolgt, und daß diese das Auftreten des an den sterilen Blatteilen nicht vorhandenen „Kommissuralnerven" zur Folge hat. Es ist, wie Verf. an anderen Beispielen darzulegen versuchte, der Einfluß des Sorus, welcher die Abweichung der Nervatur des fertilen Blatteiles von dem sterilen bedingt. Das Eigenartige an der Sorusbildung von Pteris ebenso wie von Lindsaya ist, daß sie in ganz bestimmter Richtung verfolgt, und zwar in der Längsrichtung annähernd rechtwinkelig zu den Nervenenden.

Fig. 1. Lindsaya botrychioides, Blatt in nat. Größe. Der randständige Coenosorus ist (was man in der Flächenansicht nicht sehen kann) von zwei Indusien bedeckt.

Diese Längsausdehnung der Sori ist auch in anderen Verwandtschaftskreisen als Parallelbildung aufgetreten. So bei Taenitis[1]), bei Pleurogramme- (Cochlidium-) Arten, bei Cuspidaria u. a. Es braucht kaum bemerkt zu werden, daß sich diese Coenosorusbildung unterscheidet von der längs der vorhandenen Nerven (aber ohne bestimmte Beziehung zur Blattgestalt) erfolgenden, wie sie auch öfters eingetreten ist.

Was Lindsaya betrifft, so zeigt die Abbildung, daß die einseitig entwickelten Blattfiedern eine Parallelbildung zu denen einiger Adiantum-Arten darstellen. Und da auch im Habitus eine Ähnlichkeit mit Adiantum vorhanden ist, so können wir uns nicht wundern, daß man Lindsaya zum Teil auch in die unmittelbare Nähe von Adiantum stellte (das geschah z. B. von Kaulfuß). Und wenn auch die neuere Farnsystematik die Coenosorusbildung als solche nicht als systematisches Merkmal benützt hat, so hat diese doch einige frühere Farnsystematiker veranlaßt,

1) Vgl. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Vol. XXXVI, p. 128 ff.

diese Gattung in die Nähe von Blechnum oder sogar zu den Pterideen zu stellen[1]). Daß das eine rein künstliche Einteilung war, braucht wohl kaum noch erwähnt zu werden.

Länger hat es gedauert, bis man dasselbe einsah für die Gruppe der Acrostichaceen[2]). Wir wissen jetzt, daß auch die akrostichoide Ausbildung von mehreren verschiedenen Ausgangspunkten aus erreicht worden ist, daß es sich dabei also um Parallelbildungen handelt.

Dagegen waren es eigentlich nur Ähnlichkeiten, die früher dazu führten, daß man Arten von Pleurogramme (Cochlidium) mit der ihnen gar nicht nahe stehenden Gattung Vittaria vereinigte[3]). Wir können jetzt nicht mehr daran zweifeln, daß Vittaria und Pleurogramme verschiedenen Entwicklungsreihen angehören.

Bei anderen Farnen war es Übereinstimmung in der Indusienbildung, die zu falscher Einreihung Veranlassung gaben; zumal man die Indusienbildung für ein systematisch besonders wichtiges Merkmal hielt. Das trifft gewiß auch vielfach, aber durchaus nicht immer zu. Es sei nur daran erinnert, daß man das Fehlen eines Indusiums (z. B. innerhalb der Gattung Dryopteris) früher als generisches Trennungsmerkmal benützte. Ebenso wurde eine gestaltliche Übereinstimmung in der Indusienbildung auch zu unrichtiger Einreihung benützt.

Das bekannteste Beispiel dafür bietet (abgesehen von Adiantum) wohl Prosaptia. Das becherförmige Indusium hat Ähnlichkeit mit dem mancher Davallia-Arten. Demgemäß wurde Prosaptia lange zu den Davalliaceen gestellt. Daß es nichts mit diesen zu tun hat, sondern sich den Polypodien aus der Gruppe des Polyp. obliquatum anschließt, ist jetzt mit aller Sicherheit festgestellt[4]). Es hat ein ähnlicher Vorgang stattgefunden, wie er für das Indusium von Cyathea unten angenommen wird — nur in umgekehrter Weise. Der in eine Grube des Blattes eingesenkte Sorus kam in eine becherförmige Hülle, deren eine Hälfte von der Blattfläche, deren andere von dem einseitig entwickelten hinteren Rand der Sorusgrube gebildet wird. Dabei ist es für unsere Zwecke gleichgültig, ob man Prosaptia oder das verwandte Polyp. obliquatum für „primitiver"

1) So Meissner, Plantarum vascularium genera secundum ordines naturales digesta. Lipsiae 1836—1840.

2) Vgl. E. Schumann, Die Acrostichaceen. Flora, Bd. 108. 1915. Bower, The ferns. Vol. 3.

3) Goebel, Vittariaceen und Pleurogrammaceen. Flora, Bd. 117, 1924. S. 91.

4) Goebel, Beitr. zur Kenntnis der Verwandtschaftsverhältnisse einiger javanischer Farne: B. Prosaptia. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Vol. XXXVI, p. 148, Dort auch weitere Literatur.

hält. Es handelt sich nur um das Zustandekommen der Sorushülle der ersteren, an der ein Indusium s. s. str. ebensowenig beteiligt ist, wie bei anderen Polypodium-Arten.

Aber selbst wenn eine wirkliche Parallelbildung mit Davallia vorhanden wäre, würde das die Sachlage nicht ändern. Denn schließlich kommt es überall auf den Ausgangspunkt an. Nur wenn der ein gemeinsamer ist, kann man wirklich von Verwandtschaft reden, und die Nachwirkung des Eindruckes, den Ähnlichkeiten und Parallelbildungen zunächst gemacht haben, überwinden.

Um solche (bis jetzt aber nicht anerkannte) Parallelbildungen handelt es sich auch bei den „Woodsieen".

Die vom Verf.[1]) aufgestellte Behauptung, daß diese Gruppe eine unnatürliche sei, d. h. eine solche, die aus Farnen verschiedenen Ursprungs bestehe, die nur in der Gestalt des Indusiums übereinstimmen (und auch das nicht einmal überall!), sei hier genauer begründet.

Bekanntlich war es Robert Brown, der die Gattung Woodsia aufstellte, auf Grund ihres Indusiums („involucrum"), das vor ihm übersehen worden war. Später[2]) hob er hervor, daß Hypoderris „with an indusium not materially different from that of Woodsia, has exactly the habit of Aspidium trifoliatum".

Die verschiedenen Schicksale, welche diese Gattungen in der Farnsystematik gehabt haben, sollen hier nicht aufgezählt werden. Es sei nur erwähnt, daß Presl Woodsia („Physematium") mit Peranema, Diacalpe, Hypoderris, Thyrsopteris und Dicksonia in eine Gruppe „Peranemaceae" zusammenstellte, deren Unnatürlichkeit wohl keiner weiteren Begründung bedarf.

Diels hat in den „Natürl. Pflanzenfamilien" eine Gruppe der „Woodsieae" angenommen mit unterständigem Indusium, bei den Aspidiaceen soll es „oberständig" sein. Diese Gruppe gliedere sich ihrerseits in die Woodsieae (Diacalpe, Peranema, Woodsia, Hypoderris, Cystopteris, Acrophorus) und die Onocleinae.

F. O. Bower[3]) ist der Meinung, „that the Woodsieae (excl. Cystopteris and Acrophorus) constitute a very natural family, though the genera show some independence of detail".

Der Verf. konnte sich dieser Ansicht nicht anschließen. Er ist der Auffassung, daß die Woodsieen eine ebenso unhaltbare Gruppe sind,

1) Organographie, 3. Aufl., p. 1919. Anm.
2) R. Brown, The miscellaneous works. Vol. II, p. 543.
3) F. O. Bower, The ferns. Vol. III, p. 118.

als die Acrostichaceen, Taenitideen u. a., und daß Woodsia Cystopteris sehr viel näher steht als Hypoderris.

Sie sind, wie sich aus dem Obigen ergibt, ursprünglich zusammengestellt worden auf Grund des basalen (unterständigen) Indusiums, das angeblich ebenso beschaffen sein sollte, wie das becherförmige Indusium von Cyathea.

Lürssen[1]) z. B. sagt, nachdem er das becherförmige Indusium von Cyathea und Woodsia besprochen hat: „Das Extrem der letzten Schleier-

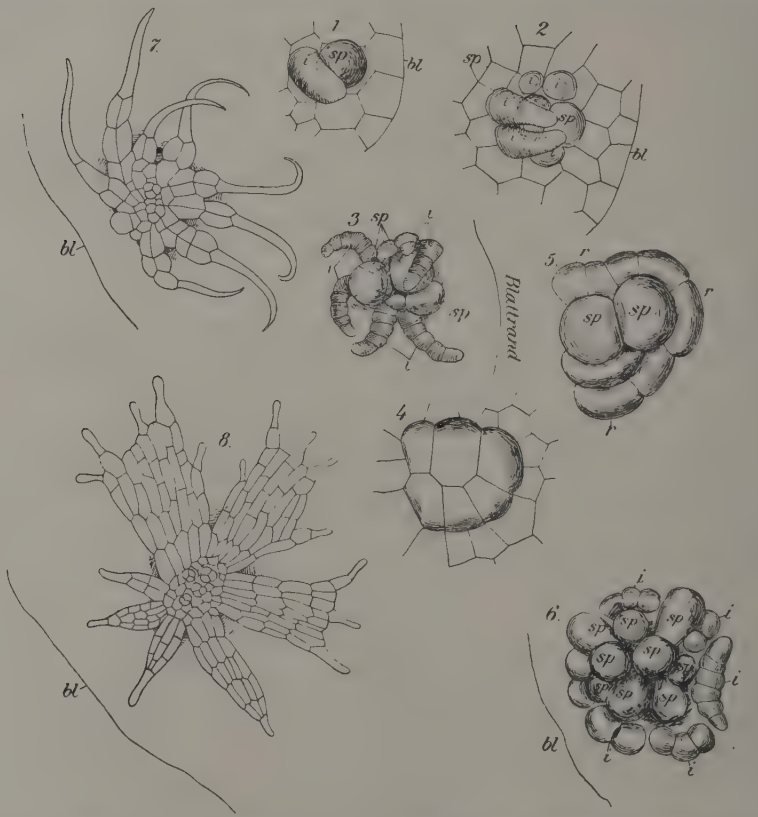


Fig. 2. (Nach Schlumberger.) Alle Abbildungen stellen Oberansichten dar; *1* Woodsia ilvensis. Junge Sorusanlage. *i* Indusium, *sp* Sporangiumanlage, *bl* Blattrand. Die Indusienbildung beginnt also mit der dem Blattrand abgewandten Seite des Sorus. *2* Älteres Stadium, *i, i* die Indusienhaare. *3* Noch älter. *4* Woodsia obtusa. Plazentarhöcker von oben. *5* Anlage des Indusien-Ringwalls einseitig nach der Innenseite (in der Abbildung nach rechts). *6* Älter, schwächer vergr. mit zahlreichen Sporangienanlagen. *7* Woodsia ilvensis, fertiges Indusium, Sorus ausgeräumt. *8* Woodsia obtusa, fertiges Indusium. *bl* Blattrand.

1) Lürssen, Handbuch der system. Botanik I, S. 524.

form wird bei der Gattung Diacalpe erreicht, bei welcher sich das unterständige Indusium über dem Sorus vollständig zu einem kugeligen Hautsacke schließt, der mit der Reife des Fruchthaufens unregelmäßig zerreißt."

Diese Auffassung hat sich aber nicht als haltbar erwiesen. Das Indusium von Diacalpe ist nicht (wie auch Diels annahm) aus einem allseitig becherförmigen Auswuchs unterhalb des Sorus entsprungen, sondern legt sich von hinten über den Sorus, wie das von Cystopteris u. a., nur daß die Ränder seitlich mehr herumgreifen als bei dieser [1]). Ebenso ist es bei Peranema, wie Davie nachgewiesen hat: Eine nähere Verwandtschaft dieser einander offenbar nahestehenden Gattungen mit den Woodsien und Cyatheaceen läßt sich also aus der Indusiengestaltung nicht erbringen, ihre Indusienbildung schließt sich vielmehr der von Cystopteris an.

Daß mit dieser Gattung auch die Gestaltung der Vegetationsorgane von Woodsia mehr übereinstimmen, ist leicht ersichtlich.

Die entwicklungsgeschichtliche Untersuchung der Sorusentwicklung von Woodsia durch Schlumberger [2]) ergab, daß die Indusienbildung auf der dem Blattrande abgewandten Seite beginnt, wie bei Cystopteris, und daß eine Auflösung des Indusiums in einzelne haarartige Bildungen auftritt. Es weicht dies von dem becherförmigen Indusium von Cyathea jedenfalls ab und kann als eine Weiterentwicklung des Cystopteris-Typus betrachtet werden.

Wenn man junge Sori von Hypoderris von oben betrachtet, so sieht man, daß das Indusium nicht als ein einziger Ringwall auftritt, sondern in Gestalt einzelner häutiger Schuppen, welche eine ziemlich unregelmäßig ausgebildete Hülle um den jungen Sorus herum bilden. Möglich, daß diese Schuppen zum Teil oder ganz später auf gemeinsamer Basis emporgehoben werden. Was die Vegetationsorgane von Hypoderris betrifft, so hat schon Robert Brown mit seinem berühmten Scharfblick auf die Übereinstimmung mit Aspidium-Arten hingewiesen, die auch von späteren Autoren öfters betont worden ist. Auch Diels sagt von Hypoderris (a. a. O. S. 163): „Sehr eigentümliche Gattung, die den Habitus mancher Aspidium mit dem Indusium von Woodsia verbindet. Ihre natürliche Stellung ist unter diesen Umständen sehr problematisch." Sie ist es meiner Ansicht nach nicht, wenn man zugibt, daß auch die Indusienbildung in verschiedenen Verwandtschaftskreisen Parallel-

1) Organographie, 3. Aufl., S. 310, Fig. 1411 und 1412.

2) Flora 102 (1911), S. 383—414. In der Erklärung zu Fig. 1412 der „Organographie", 3. Aufl., muß es heißen: „Das Indusium ist links angewachsen, rechts frei".

bildungen aufweist. Das wurde oben für Prosaptia schon nachgewiesen, und niemand zweifelt wohl daran, daß auch eine Verkümmerung des Indusiums als Parallelbildung in mehreren Verwandtschaftskreisen aufgetreten ist.

Wenn gesagt wird, daß Hypoderris der trifoliata-Gruppe von Aspidium näher stehe als Woodsia, so soll das heißen, daß sie mit ersterer mehr Eigenschaften gemeinsam habe, als mit letzterer, nicht aber etwa, daß zwischen beiden eine unmittelbare, phyletische Verwandtschaft bestehe.

Die gemeinsamen Eigenschaften sind: Blattform, Blattstiel von fünf Leitbündeln durchzogen, deren Endodermis dunkle Innenwände hat, geschlossene Nervatur mit verhältnismäßig wenig freien Nervenenden (die keine eigentlichen Hydathoden bilden). Spaltöffnungen mit Einer Nebenzelle, flaumig behaarte dickere Nerven und Blattfläche. Stellung der Sori auf der Vereinigungsstelle dreier oder zweier Nerven. Bei Woodsia sind sie rückenständig, nahe am „Ende“ des (eigentlich sympodialen) Nerven.

Die Sporangien haben bei beiden Farnen (Aspidium trifoliatum und Hypoderris) lange Stiele, an denen, wie dies bei Aspidiaceen üblich ist, „Drüsenhaare“ sitzen (ob, bzw. welche Sekrete sie bei Hypoderris und Asp. trifoliatum bilden, bleibe dahingestellt). Nur sind die Drüsenhaare bei Asp. trifoliatum zahlreicher und länger als bei Hypoderris.

Die Sporangien haben zwei Stomiumzellen, die Zahl der Ringzellen ist bei Asp. trif. größer.

Die Sporen sind bei beiden dorsiventral und mit Perispor versehen. Dies bildet bei Hypoderris zahlreiche stachelartige Erhebungen, die bei Asp. trif. zwar auch angedeutet sind, aber doch viel weniger hervortreten.

Den Übereinstimmungen stehen auch Verschiedenheiten gegenüber, von denen nur folgende genannt seien: Hypoderris hat ein kriechendes Rhizom mit einzeln stehenden Blättern, Asp. trif. einen aufrecht wachsenden dicht beblätterten Stamm. Darauf wird man indes keinen besonderen Wert legen können, da beide Ausbildungsformen selbst innerhalb einer Gattung sich finden können.

Die Hypoderrisblätter behalten ihre Schuppen (die von denen von Asp. trif. etwas verschieden sind) viel länger als die von Asp. trif. und vor allem weicht das „unterständige“ den radiären Sorus in der Jugend weit überdeckende Indusium natürlich von dem oberständigen von Aspidium weit ab. Wenn man Vermutungen aufstellen will, so kann man sich denken, daß das oberständige Indusium (wie dies nach Christ

bei dem mit Asp. trif. verwandten Asp. Plumeri tatsächlich vorkommt) verkümmerte und durch ein unterständiges ersetzt wurde. Geradesogut kann aber Hypoderris sich schon viel früher, ehe das „Indusium superum" zustande kam, abgezweigt und ein Indusium inferum gebildet haben. Für uns kommt nur in Betracht, daß das Indusium von Hypoderris eine Parallelbildung mit dem von Woodsia darstellt, daß das aber keine nähere Verwandtschaft mit dieser begründen kann. Für Cystopteris gibt Diels ein „seitliches" Indusium an. Das dürfte aber nicht die zutreffende Bezeichnung sein. Wirklich auf der Seite des Sorus fand ich es bei Cystopteris grandis aus Yünnan. Die Sori stehen hier nicht wie bei C. fragilis (und anderen Arten) „dorsal" auf einem Nerven, sondern unterhalb einer Nervengabelung (was aber bei C. montana und wohl auch anderen Arten gelegentlich auch vorkommt). Damit kann möglicherweise die (auf den Hauptnerven bezogen) seitliche Stellung des Indusiums zusammenhängen. Es scheint mir wahrscheinlich, daß das Indusium auch hier ursprünglich die Stellung hinter dem Sorus einnahm. Entscheiden kann über diese Vermutung nur die Entwicklungsgeschichte. Aber als typisch werden wir für Cystopteris jedenfalls ein „indusium posticum" (nicht ein „indusium laterale", wie es sich z. B. bei Asplenium findet) betrachten dürfen.

Ein solches ist auch für die Aspidiaceen als Ausgangspunkt anzunehmen.

Das Indusium von Dryopteris (Aspidium) wird freilich in allen systematischen Werken (auch in den „Natürl. Pflanzenfamilien") als ein „Indusium superum" bezeichnet. In der Organographie[1]) habe ich dagegen folgende Auffassung kurz vorgetragen:

1. Der Dryopteris-Sorus ist dorsiventral, aus ihm ist der Polystichum-Sorus (der wirklich ein „indusium superum" aufweist) durch Radiärwerden hervorgegangen.

2. Das Dryopteris-Indusium schließt sich an das von Cystopteris an, einerseits durch seine Stellung zur Plazenta — indusium posticum — andererseits dadurch, daß das Indusium an seiner Anheftungsstelle mit der Plazenta in Verbindung getreten ist. Weder die Bezeichnung, daß das Indusium „schildförmig", noch die, daß es „oberständig" sei, trifft also — so oft diese Angabe auch wiederholt wurde — zu.

Namentlich Dryopteris filix mas wird oft als Beispiel in den Büchern gewählt. Da es sich um einen weitverbreiteten Farn handelt, der in

1) 2. Aufl., 1918, S. 1150. 3. Aufl., 1930, S. 1310. Auch Bower nahm früher (The origin of a landflora, S. 21) an, das Indusium von Nephrodium habe einen zentralen Stiel. Vgl. dagegen: The ferns, Vol. III, S. 123.

jedem Lehrbuch abgebildet ist (freilich, was die Sporangien betrifft, meist unrichtig), mag hier zur Erläuterung der kurzen Darstellung in der „Organographie" der Sachverhalt, namentlich auch die Entwicklungsgeschichte, besprochen werden.

Die unrichtigen Darstellungen[2]) sind, wie Bower (a. a. O., III, p. 121) mit Recht hervorhebt, dadurch entstanden, daß man von Dryopteris filix mas immer nur den leichter herzustellenden Querschnitt abgebildet hat. Auf diesem sieht es bei dieser Art tatsächlich so aus, als ob ein auf dem Scheitel der Plazenta entspringendes, in der Mitte auf einem Stiel angeheftetes Indusium den Sorus bedecke. Jeder Längsschnitt (vgl. Organographie, Fig. 1413, 7) würde aber sofort gezeigt haben, daß das nicht der Fall ist.

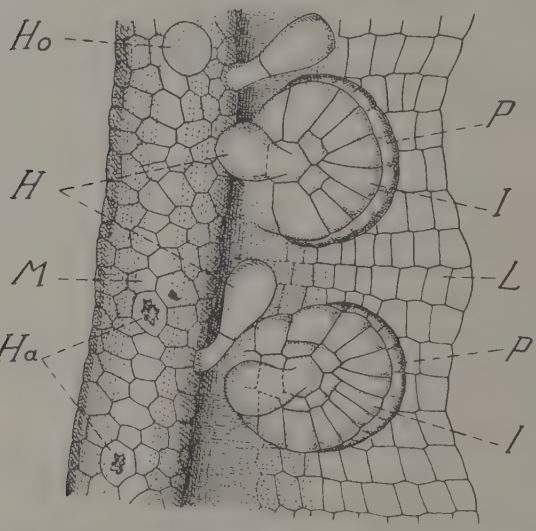


Fig. 3. Dryopteris parasitica. Stück einer jungen fertilen Fieder, stark vergr., von oben. *I* Indusium (mit je einem jungen Haar (*H*)), *P* Placenta („Receptaculum), *L* Lamina, *M* Mittelrippe, *Ha* abgebrochene Haare, *Ho* junges Haar, von oben.

Mit größter Klarheit weist das aber die Entwicklungsgeschichte aus. Diese wurde verfolgt bei Dryopteris parasitica, einem verbreiteten Gewächshausfarn, dessen Indusium den „Stiel" des Filix mas-Indusiums nicht aufweist, aber sonst jedenfalls mit ihm übereinstimmt.

Am raschesten Aufschluß geben Oberansichten junger Sori auf durchsichtig gemachten Blattfiedern. Diese zeigen, daß das Indusium des jungen Sorus ebenso wie das von Cystopteris nicht auf dem Scheitel der Plazenta, sondern hinten an dieser entsteht (Fig. 3 u. 4). Es ist anfangs aufrecht und nicht breiter als die Plazenta (vgl. den Flächenschnitt Fig. 4, II). Erst später wächst

1) Im „Bonner Lehrbuch" von 1928 z. B. wird trotz der Ausführung in Organographie, 2. Aufl., 1918, noch weiter behauptet, bei Dryopteris filix mas sei das Indusium dem „Rezeptakulumscheitel" eingefügt (S. 420), auch das Vorhandensein eines Stomiums ist bei dieser Pflanze dort noch unbekannt, obwohl auch darauf wiederholt hingewiesen wurde.

es stark aus. Es hängt aber mit der Plazenta an seiner Basis zusammen und ist, wenn man will, mit dieser „kongenital verwachsen".

Dieser Zusammenhang erstreckt sich anfangs nur auf wenige Zellen (in Fig. 4, II mit XX bezeichnet). Später steigt ihre Zahl durch Teilung. Sie erscheinen heller als die Randzellen des Indusiums, die plasmareich sind und unter Zellteilungen zu der freien Indusiumfläche auswachsen. Sonst aber sind diese Zellen, was Gestalt, Form usw. betrifft, mit denen der freien Indusiumfläche gleich.

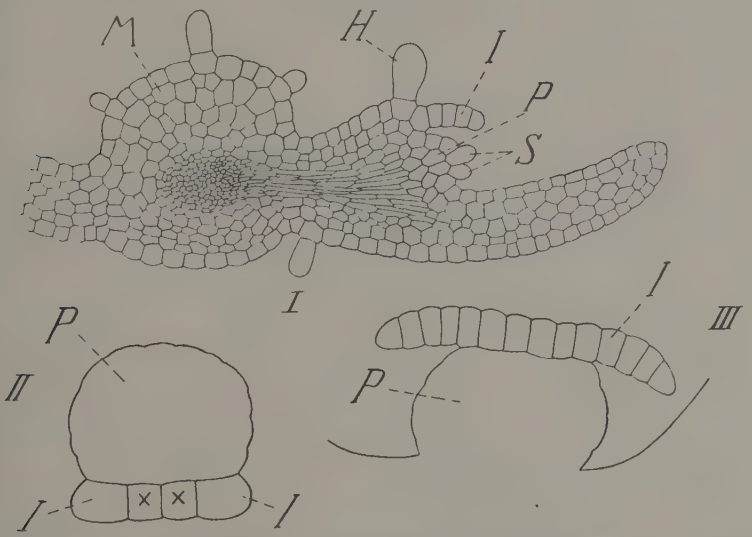


Fig. 4. Dryopteris parasitica. I Längsschnitt (Unterseite nach oben gekehrt). II Flächenschnitt. III Querschnitt. *P* Placenta, *I* Indusium, *S* Sporangien, *M* Mittelrippe. Mit ×× sind die dem Indusium und der Placenta gemeinsamen Zellen bezeichnet.

Man kann auch sagen: eine bogenförmige Zellreihe des jungen Zellhöckers wächst zum Indusium aus. Diese Zellen gehören wie bei Cystopteris, dem basalen Teil der Plazenta an[1]), sie erstrecken sich nur etwas weiter nach oben als bei jener.

Es entsteht also das Indusium gegenüber der Plazenta etwas verspätet. Jedenfalls bilden sich dort, wo die „Verwachsung" von Indusium und Plazenta eingetreten ist, keine Sporangien. Das erfolgt erst, wenn der Sorus aus einem dorsiventralen zu einem radiären geworden ist

1) Vgl. auch den Längsschnitt eines jungen Sorus bei Bower (The ferns III, Fig. 636, p. 123) und unsere Abbildung Fig. 4, I.

(Polystichum). Und der mit der Plazenta verwachsene Teil des Indusiums stimmt auf seiner Außenseite ganz mit dem übrigen Teil des Indusiums überein. Das junge Indusium zeigt ein starkes Randwachstum, was ihm später ermöglicht, sich über den Sorus herzulegen. Der Teil der Plazenta, welchem das Indusium aufsitzt, streckt sich bei Dr. filix mas stark in die Höhe (unter Zellteilungen), so erhält das Indusium scheinbar einen „Stiel", der es über den Sorus emporhebt. Und da man, wie oben erwähnt, immer nur Querschnitte untersuchte, dachte man sich das Indusium als „Schild". Das trifft nur für das von Polystichum zu, nicht für das von Dryopteris. Wie sich das erstere von letzterem ableitet, ist in der angeführten Abbildung in der „Organographie" erläutert.

Es ist dort auch ein schematischer Längsschnitt durch den Dryopteris-Sorus abgebildet, der ganz anders aussieht, als der Querschnitt. Daß jene Abbildung zutrifft, haben alle späteren Untersuchungen gezeigt.

Da unserer Auffassung nach die aus der Verwachsungsstelle des Indusiums mit der Plazenta entstehende Erhebung dem Indusium und der Plazenta angehört, so ist es nicht zweckmäßig, von einem „Stiel" des Indusiums zu sprechen. Es handelt sich nicht um einen solchen, sondern um eine kammförmige Erhebung, welcher die Basis des Indusiums aufsitzt.

Mit Cystopteris stimmt auch überein, daß bei Dryopteris der Sorus je einer Hervorragung des Blattrandes gegenübersteht (vgl. Fig. 1415, II in Organographie, 3. Aufl.).

Wir haben also von einem Cystopteris-ähnlichen Indusium zunächst das Dryopteris-Indusium, dann das wirkliche (nicht das scheinbare!) „indusium superum" abgeleitet. Aber ebenso schließt sich an den Ausgangspunkt eine andere Reihe an, die zum „Indusium inferum" führt.

Schon bei Cystopteris ist das Indusium mit der Basis der Plazenta in Verbindung (Organographie, 3. Aufl., Fig. 1410) — nur nicht so auffällig wie das von Dryopteris und mit breiterer Ansatzlinie. Es ist also die Möglichkeit einer stärkeren Umfassung der Plazenta von unten her geboten. Tatsächlich hat sich, nach der hier vertretenen Auffassung, in verschiedenen Gruppen eine seitliche Verbreiterung des Indusiums und Umfassung des Sorus ergeben, deren Endglied (sozusagen) die Becherbildung von Cyathea ist, nur daß es sich eben nicht um Glieder Einer Reihe handelt. Hier ist das Indusium radiär geworden (wie das von Polystichum). Bei Diacalpe und Peranema ist es noch dorsiventral. Denselben Vorgang in entgegengesetzter Richtung sehen wir beim „In-

dusium superum", das auch von dorsiventraler nierenförmiger Gestalt sich loslösend, schließlich zu einem radiären, in der Mitte angehefteten Schilde wird (vgl. Organographie 3. Aufl., S. 1311, Fig. 1413) — ein Vorgang, den man teilweise noch in der Einzelentwicklung verfolgen kann, ganz ebenso wie bei Woodsia. Mir scheint, daß diese Auffassung durch die angeführten Tatsachen gut gestützt ist und eine einheitliche Betrachtung der Indusiumbildung ermöglicht.

In den beiden hier besprochenen Fällen liegt also insofern eine Parallelbildung vor, als sowohl bei Polystichum als bei Cyathea das Indusium aus dorsiventraler Sorusausbildung zur radiären übergegangen ist — das eine oben, das andere unten. Man kann also sagen, ein Polystichum-Sorus entspricht einem um 180° gedrehten Cyathea-Sorus. Ob es bei letzterer Gattung gelingt, wenigstens in einzelnen Fällen noch eine einseitige Anlegung bzw. Förderung nachzuweisen, bleibt abzuwarten.

Nach dieser Einleitung mögen auf Grund von Einzeluntersuchungen einige weitere Fälle von Parallelbildungen angeführt werden: die „Heterophyllie" und der Nanismus bei Trichomanes und das Vorkommen monangischer Sori.

§ 2. Die Heterophyllie bei Trichomanes.

Während bei der großen Mehrzahl der Arten von Hymenophyllum und Trichomanes die Sporophylle in ihrer Gestalt von den sterilen Blättern nicht wesentlich verschieden sind, ist dies bei einer kleinen Anzahl von Trichomanes-Arten, die man teilweise als „Feea" zusammengefaßt hat, der Fall. Tatsächlich ist diese Verschiedenheit eine sehr auffallende: die langgestielten, äußerlich wenig gegliederten Sporophylle von Tr. heterophyllum (Fig. 6), die ungegliederten am Rande Sori tragenden Sporophylle von Tr. Vittaria (Fig. 7), botryoides und spicatum sind gegenüber den kleineren, fiederschnittigen, kurzgestielten sterilen Blättern der genannten Arten etwas auf den ersten Blick fast fremdartig Anmutendes, und sie stellen mit die eigenartigsten Blattbildungen in der Farnpruppe dar.

Wenn der Verf. sie in seiner zusammenfassenden Darstellung der Sporophyllbildung bei den leptosporangiaten Farnen[1]) nicht erwähnt hat, so geschah das, weil ihm über die Beziehungen dieser sonderbaren Sporophylle zu den sterilen Blättern keine eigenen Untersuchungen zur Verfügung standen, und die seit Sir William Hooker herrschende Auffassung des Zustandekommens dieser Sporophylle ihm nicht hinreichend begründet erschien.

1) Organographie 2. Bd., 3. Aufl., 1930, S. 1296 ff.

Hooker's Auffassung soll bei Besprechung von Tr. Vittaria näher angeführt werden. Sie wurde auch von Prantl[1]) und Christ[2]) übernommen und besteht im wesentlichen darin, daß die langen, ungegliederten Sporophylle der heterophyllen Trichomanes-Arten der verlängerten Endfieder eines sterilen Blattes entsprechen sollen.

Es ist vielleicht nicht überflüssig, daran zu erinnern, daß bei den Farnen jeder Nerv eine Gliederung des Blattes bedingen kann. Ob das geschieht oder nicht geschieht, hängt lediglich von der Tätigkeit oder Untätigkeit des intrakostalen Meristems ab[3]). Wenn wir also z. B. ein ungeteiltes, von einer Mittelrippe und fiederförmig angeordneten Seitenrippen durchzogenes Blatt haben, so ist dies nicht wesentlich verschieden von einem fiederteiligen oder gefiederten. In diesen beiden Fällen können die Seitennerven erster Ordnung, wenn die Fiederlappen oder Fiedern eine beträchtlichere Größe erreichen, sich dann weiter verzweigen.

Das ist auch zu beachten, wenn man z. B. an einem gefiederten (oder fiederteiligen) Farnblatt „Endfiedern" und „Seitenfiedern" vergleicht.

Beide stellen nicht etwas Einheitliches dar, sondern sind zusammengesetzt aus einer Anzahl von Nerven.

Es soll nnten gezeigt werden, daß die Sporophylle der heterophyllen Trichomanes-Arten nicht der Endfieder eines sterilen Blattes mit „fehlenden Seitenfiedern" (Christ a. a. O) entspricht, sondern einem ganzen Blatte mit sehr zahlreichen Seitenfiedern. Das stimmt auch mit dem Spitzenwachstum der Blätter überein. Es kommt zwar bei manchen Farnen eine Hemmung und zuweilen auch Umbildung der Basalfiedern vor[4]). Aber bei den Trichomanessporophyllen liegen die Verhältnisse, wie gezeigt werden soll, anders. Man kann auch aus der Tatsache, daß z. B. die sterilen Blätter von Tr. diversifrons öfters ihr Ende stark verlängern und an der Spitze eine Knospe bilden, nicht auf eine besondere Fähigkeit der „Endfieder" zur Weiterentwicklung schließen. Diese der vegetativen Vermehrung dienende Verlängerung kommt ja einer ganzen Anzahl von Farnen zu[5]), deren Sporophylle ganz anders geartet sind.

1. Trichomanes heterophyllum. Von den Farnen, welche Hooker

1) K. Prantl, Untersuchungen zur Morphologie der Gefäßkryptogamen I. Die Hymenophyllaceen. Leipzig 1875. S. 49.

2) H. Christ, Die Farnkräuter der Erde, 1897, S. 28—29.

3) Vgl. Organographie, S. 1172, 1177.

4) Vgl. die a. a. O. S. 1172—1175 angeführten Beispiele.

5) Beispiele a. a. O. S. 1226 ff.

und Bakers Synopsis filicum[1]) wegen ihrer Heterophyllie als Eine Gruppe („Feea") zusammenfaßt, hebt sich zunächst Tr. heterophyllum, als deutlich von den anderen verschieden, ab. Schon Presl[2]) hat sie in eine besondere Gattung „Homoeotes" gebracht. Darin ist ihm Prantl gefolgt[3]). Er betrachtet Homoeotes als Sektion, in die außerdem Tr. Spruceanum gehört, eine Art, die neuerdings mit Tr. heterophyllum vereinigt wird. Weder Sadebeck in seiner Bearbeitung der Hymenophyllaceen (in den Nat. Pflanzenfamilien) noch Baker sind ihm aber in dieser Abtrennung gefolgt. Baker führt nur an „connects in habit this dimorphous fronded group with Trich. crispum". Aber „this dimorphous-fronded group" ist eben, wie unten gezeigt werden soll, keine einheitliche. Vielmehr ist die Heterophyllie von verschiedenen Ausgangspunkten aus mehrmals zustande gekommen. Eine Zusammenstellung der heterophyllen Trichomanes-Arten in Eine Gruppe ist also zwar zur „Bestimmung" ganz praktisch, aber es handelt sich nicht um eine natürliche Gruppe.

Die Sporophyllbildung von Tr. heterophyllum aber gibt besonders gute Anhaltspunkte, die zum Verständnis des Aufbaues der Sporophylle der anderen heterophyllen Trichomanes-Arten führen.

Tr. heterophyllum ist eine im Amazonasgebiet, in Guiana und selbst

Fig. 5. Trichomanes heterophyllum (auf $^1/_3$ verkl.) mit einem Sporophyll, 4 Sporophyllresten und mehreren sterilen Blättern.

1) 2. Ed., 1888, p. 2.

2) Presl, Die Gefäßbündel im Stipes der Farne. Abh. der böhm. Gesellsch. der Wissensch., V. Folge, 5. Bd. Prag 1847.

3) Prantl, Die Hymenophyllaceen, 1875, S. 48.

weiter südlich offenbar weit verbreitete Art. Humboldt fand sie zuerst am Rio negro, später R. Schomburgk in Britisch-Guiana. Dr. v. Luetzelburg sammelte sie an verschiedenen Standorten. Eine gute Beschreibung mit Abbildung findet sich schon bei Kunze. (Die Farnkräuter, Tab. CIX.)

Die von Herrn Dr. v. Luetzelburg unter Nr. 23233 am Rio Uaupés gesammelten Exemplare (Fig. 5) gehörten zu der Form dieser Art, die sich durch kurze sterile, mit krausen, dicht aneinander stehenden und einander teilweise deckenden Fiederlappen versehene Blätter auszeichnet. Die Wellung am Rande dieser Blätter kann sogar bei oberflächlicher Beobachtung das Vorhandensein von Soris vortäuschen. An anderen Standorten sind die sterilen Blätter mehr flach ausgebreitet, so z. B. in der Sierra Estrella bei Rio de Janeiro, wo sie auch länger gestielt sind. Die Fiederlappen sind hier auch deutlich durch Stücke einer geflügelten Rhachis voneinander getrennt, decken sich also nicht. Ob es sich um Standortsmodifikationen oder um spezifische Unterschiede handelt, läßt sich am toten Material nicht unterscheiden, doch ist das Erstere wohl wahrscheinlicher.

Die Blätter stehen annähernd in Einer Reihe auf dem kriechenden Rhizom.

Sehr auffallend ist die Verschiedenheit der sterilen und der fertilen Blätter. Die letzteren sind nicht nur viel länger gestielt als die ersteren, auch ihre Blattfläche ist viel länger und schmäler als die der ersteren. Bei drei gemessenen Sporophyllen betrug die Länge von Stiel (a) und Spreite (b):

1. a: 18, b: 14,5 cm (zusammen 32,5 cm)
2. a: 17, b: 15 „ „ 32 „
3. a: 17, b: 19 „ „ 36 „

Die Breite der Spreite betrug + — 1 cm.

Die sterilen Blätter zeigten einen Stiel von 1,5—6 cm, eine Spreite von etwa 6 cm Länge und 2,5 cm größter Breite.

Die Haupteigentümlichkeit der Sporophyllspreite ist nun, daß sie viel mehr und viel kürzere Fiederlappen entwickelt, als die sterile Blattspreite.

Ich zählte auf Einer Seite 41, 42, 54 Fiederlappen an großen, kräftig entwickelten Sporophyllen. Die jüngeren oder schwächlichen Pflanzen haben jedenfalls kleinere Zahlen. Aber sie übertreffen die der sterilen Blätter jedenfalls erheblich, sie betrug an den untersuchten Blättern 6—15 (auf Einer Seite).

In Fig. 6 ist der Endteil zweier Sporophylle abgebildet. Es tritt in jeden Fiederlappen ein Nerv ein, der sich aber kurz vor seinem Eintritt verzweigt. Die unteren Seitennerven sind steril, die oberen fertil. Die Sorusverteilung ist akroton, nur die Endnerven sind fertil.

Die Gestaltung des Sporophyllendes ist für die Auffassung der Sporophylle der anderen heterophyllen Trichomanes-Arten von besonderem Interesse. Sie ist nicht überall gleich. Wenn man nur ein oder

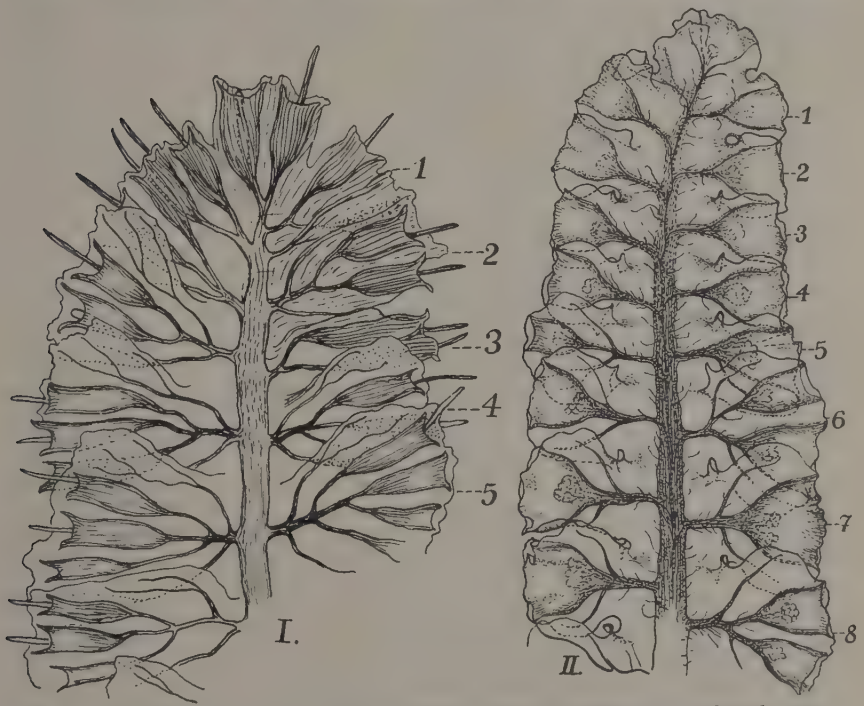


Fig. 6. Trichomanes heterophyllum. Spitzen zweier Sporophylle, schwach vergr. In I Fiederlappen, *1* mit zwei Nerven (beide fertil, der untere Ast verdeckt). *2* mit 4 Nerven, 2 fertil, 2 steril, *3* mit 2 Nerven, *4* mit 2 fertilen, 2 sterilen, *5* mit 4 fertilen, 2 sterilen. II (jünger als I) Fiederlappen *1*, *2*, *3*, *4* mit je einem fertilen Nerven (vgl. Text).

wenige Sporophylle untersucht, könnte man annehmen, das Sporophyllende sei besonders stark entwickelt und mit einer Anzahl von fiederig angeordneten Nerven (Fig. 6) versehen (entsprechend der oben angeführten Auffassung von Christ). Der Vergleich einer größeren Anzahl von Sporophyllen zeigt aber deutlich, daß dies nicht der Fall ist. Es findet vielmehr gegen das Ende des Sporophylls hin eine Hemmung der Blattentwicklung statt. Die Seitenfiedern werden kleiner, die Zahl

ihrer Nervenäste sinkt. Während diese bei kräftigeren unteren Sporophyllfiederlappen etwa 15 betragen kann, sinkt sie oben auf eine viel geringere Zahl, in extremen Fällen auf 3, 2, 1.

In Fig. 6 sind z. B. rechts die letzten 8 Fiederpaare beziffert. 8 und 6 haben noch wiederholt gegabelte Nerven, von denen zwei steril, zwei fertil sind. 7 zeigt einen besonders großen Sorus, der eigentlich einer Verschmelzung von zwei Soris entspricht (auch zwei Plazenten enthält), was nicht selten vorkommt. Der fertile Nerv hat den Sorus angelegt, ehe er die Gabelung durchführen konnte. Außerdem sind noch zwei sterile Nerven vorhanden. 5 hat nur noch Einen sterilen Nerven, 4, 3, 2, 1, Einen fertilen, der, wie dies bei Trichomanes üblich ist[1]), in jede Indusiumhälfte einen Seitenast abgibt.

Auch am Sporophyll findet ein Übergreifen der Fiederlappen statt (Fig. 6).

Am Ende des Sporophylls tritt häufig eine Gabelung in zwei fertile Nervenäste ein (Fig. 6, links).

Es bleiben aber auch die obersten Sporophyllappen miteinander deutlich in Verbindung. Die tiefe Einbuchtung, welche die vorher weiter stehenden voneinander trennt, wird aber verhältnismäßig nicht mehr so stark ausgebildet (Fig. 6).

Daß das mit langem Stiel und langer Spreite versehene aufrechtstehende Sporophyll für die Windverbreitung der Sporen günstigere Aussichten bietet, als das für an den Laubblättern auftretende Sori der Fall sein würde, braucht kaum bemerkt zu werden.

Für die Frage nach der Verwandtschaft des Trichomanes heterophyllum ist die Behaarung von Bedeutung. Es sei deshalb erwähnt, daß auf den Nerven, namentlich auf der Unterseite, zweierlei Haare vorkommen. Einerseits lange, spitz zulaufende, aus einer Zellreihe bestehende Borstenhaare, andererseits kurze, meist zweizellige Drüsenhaare. Was sie absondern, läßt sich am trockenen Material nicht mit Sicherheit feststellen. Im Übrigen sind ja auch die bei anderen Farnen sehr häufigen Drüsenhaare in ihrer Funktion so gut wie unbekannt.

Die Borstenhaare kehren bei nicht heterophyllen Trichomanes-Arten wieder, z. B. in der Gruppe von Tr. crispum, von der sich Tr. heterophyllum ableiten dürfte. Als verwandt kommen Formen in Betracht, mit akroton-fertilen Fiedern, eingesenktem Soris und einer Behaarung, die von der für Tr. heterophyllum angeführten nicht wesentlich verschieden ist. Eine solche Art ist z. B. die von v. Luetzel-

1) Organographie, 3. Aufl., S. 1299.

burg unter Nr. 23641 gesammelte (mit Tr. crispum, wenn nicht identische, so doch jedenfalls nahe verwandte Pflanze). Die Übereinstimmung mit den fertilen Fiedern von Tr. heterophyllum tritt ohne weiteres hervor. Ja es finden sich sogar fertile Blätter von Tr. crispum, deren obere Fiedern verkürzt sind und so eine Annäherung an Tr. heterophyllum zeigen. Auch (ziemlich dickwandige) Borstenhaare sind vorhanden.

Aus dieser Trichomanesform, bei der keine größeren Verschiedenheiten zwischen fertilen und sterilen Blättern vorhanden ist, leiten wir die Sporophyllbildung von Tr. heterophyllum durch folgende Veränderungen ab:

1. Der Stiel des Sporophylls wurde länger und dicker.
2. Es tritt eine sehr erhebliche Vermehrung der Fiederlappen ein.
3. Diese erfuhren eine Verringerung ihrer Größe und damit auch ihrer Nervenzahl, die im oberen Teil des Sporophylls bis auf Einen fertilen Nerven herabsinken kann.

Eine Trichomanes-Pflanze muß jedenfalls längere Zeit assimilieren und Stoffe speichern, bis sie imstande ist, diese großen Sporophylle hervorzubringen. Dann treten an ihnen aber auch eine Menge von Sporangien auf. Übrigens kann die Bildung der Sporophylle an einem Rhizom wiederholt stattfinden. Ich sah Rhizome, welche außer dem „aktiven" Sporophyll vier Stielreste, die Sporophyllen angehörten, aufwiesen.

Der anatomische Bau des Rhizoms bietet dem von anderen Trichomanes-Arten (z. B. den von Boodle untersuchten und abgebildeten) gegenüber nichts wesentlich Verschiedenes. Erwähnt mag sein die verhältnismäßig bedeutende Ausbildung des Tracheidenkörpers (in den auch Gruppen lebender Zellen eingestreut sind), die auf einen nicht unerheblichen Transpirationsstrom schließen läßt. Demgegenüber treten die den Siebteilen entsprechenden lebenden Zellen in der Peripherie des Leitbündelzylinders sehr zurück. Deutliche Casparystreifen auf den radialen Endodermiszellwänden konnte ich nicht erkennen. Diese Wände sind sehr dünn und reißen beim Schneiden leicht durch. Der Unterschied im Bau der Stele gegenüber der in Fig. 16 abgebildeten von Tr. minutissimum ist ein sehr erheblicher!

Daß für Trichom. heterophyllum die Hooker'sche Auffassung über das Zustandekommen der Sporophylle anderer heterophyller Trichomanes-Arten nicht zutrifft, dürfte aus dem Gesagten deutlich hervorgehen. Namentlich ist aber auch noch hervorzuheben, daß bei den sterilen Blättern der Endteil keineswegs gefördert ist. Vielmehr nehmen die Fiedern nach oben hin ab — ebenso wie am Sporophyll, und der End-

teil (in welchem deutlich gabelige Nervatur auftritt) ist keineswegs den Seitenfiedern überlegen.

Wie ist es nun bei den anderen heterophyllen Trichomanes-Arten? Diese zeichnen sich dadurch aus, daß sie ganz ungeteilte Sporophylle haben.

Fig. 7. Trichomanes Vittaria (auf $^1/_1$ verkl.). Links Sporophyll, rechts steriles Blatt.

2. Trichomanes Vittaria (Fig. 7) z. B. hat an einem mir vorliegenden Exemplar eine Sporophyllspreite von 30 cm Länge und $1^1/_2$ cm Breite, während das Laubblatt eine (fiederschnittige) Spreite von 8 cm Länge und 4,5 cm größter Breite besitzt. Die Verschiedenheit der Stiellänge dagegen ist keine so große wie bei Tr. heterophyllum (5,5 : 4,5). In der Sporophyllspreite gehen vom Mittelnerven teils einfache, teils gegabelte Nerven zweiter Ordnung aus, von denen einzelne außen (also nicht wie bei Tr. heterophyllum der Blattfläche eingesenkt) die Sori hervorbringen.

Daß diese Sporophyllblattfläche einer Vereinigung sehr zahlreicher, auf Einen einfachen oder ein- bis zweimal gegabelten Nerven verringerter Seitenfiedern entspricht, unterliegt für mich keinem Zweifel: wir sahen ja, daß im oberen Teil des Sporophylls von Tr. heterophyllum gleichfalls eine Reduktion der Fiedern schließlich auf Einen unverzweigten Nerven vorkommt. Bei Tr. Vittaria ist die Reduktion von Anfang an, also auch schon im unteren Teil, im Sporophyll geschehen, und die einnervigen Seitenfiedern sind miteinander im Zusammenhang geblieben. Das ist an sich unwesentlich[1]). Außerdem, daß die fertilen Fiedern im Gegensatz zu den sterilen miteinander im Zusammenhang bleiben, kommt ja auch sonst öfters vor. Es sei nur erinnert an das eigentümliche Verhalten von Xiphopteris, bei welchem der Vorgang an ein und demselben Blatte zu verfolgen ist (Fig. 8).

1) Vgl. Organographie 2, 3. Aufl., S. 1172.

Die sterilen Fiedern (oder vielmehr Fiederlappen) sind voneinander getrennt, die fertilen zu einer einheitlichen Blattfläche verschmolzen. Es kommt gar nicht selten vor, daß das Blattende wieder steril wird und die Fiederlappen dort als scharfe „Zähne“ wieder hervortreten. Daß sterile und fertile Fiederlappen hier beide nur Einen Nerven aufweisen (während bei den heterophyllen Trichomanes-Arten die sterilen Fiedern mehr Nerven haben als die fertilen), ist natürlich für die prinzipielle Seite der Frage nicht von Bedeutung.

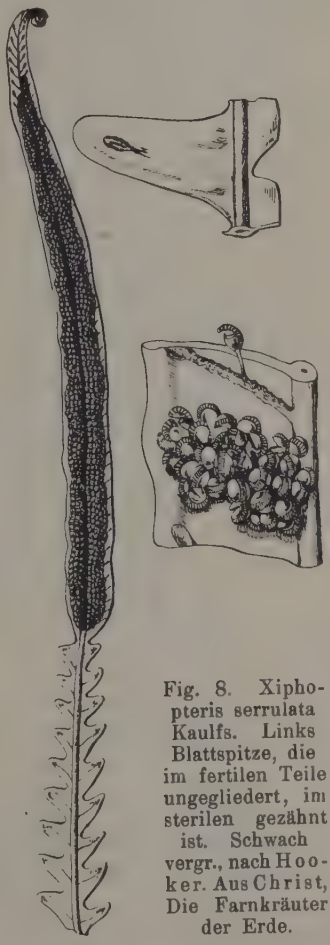


Fig. 8. Xiphopteris serrulata Kaulfs. Links Blattspitze, die im fertilen Teile ungegliedert, im sterilen gezähnt ist. Schwach vergr., nach Hooker. Aus Christ, Die Farnkräuter der Erde.

Eine starke Entwicklung des Blattendes (unter Unterdrückung der Fiederlappen) (nach der Auffassung von W. Hooker, Prantl, Christ u. a.) kann auch nicht den Anstoß zu der eigentümlichen Ausbildung des Sporophylls gegeben haben. Denn auch hier nimmt die Ausbildung des sterilen Blattes nach der Spitze zu ab und es wäre höchst sonderbar, wenn das fertile Blatt auf einmal ganz anders sich verhalten würde. Außerdem ist zu bedenken, daß die Spitze eines Farnblattes der am spätesten fertiggestellte Teil ist. Die verkümmerten Fiedern müßten also doch irgendwie sichtbar sein, das ist aber nicht der Fall. Vielmehr zeigte uns Tr. heterophyllum deutlich, wie ein solches Sporophyll zustande kam. Dabei lassen wir ganz dahingestellt, ob die äußerlich einfachen Sporophylle das Stadium phylogenetisch durchlaufen haben, welches Tr. heterophyllum noch aufweist, bei welchem das Vorhandensein und die Reduktion der Fiederlappen am Sporophyll ja noch deutlich zu beobachten ist. Es kann die Reduktion der Fiedern auch auf einmal eingetreten sein.

Eigentümliche Schicksale hat Tr. Vittaria bezüglich seiner Nomenklatur gehabt.

In der „Synopsis filicum“ und auch bei Prantl ist es als eigene Art unter den heterophyllen Trichomanes-Arten nicht aufgeführt — ob-

wohl, wie Fig. 7 zeigt, die Heterophyllie sehr ausgeprägt ist. Das kommt daher, daß Sir William Hooker in seinen „Species filicum" Vol. I, p. 129 (1846) sich der Ansicht Splitgerbers anschloß und Tr. Vittaria Dec. als „a remarkable state of T. floribundum" (= Tr. pinnatum) (einer nicht heterophyllen Art) betrachtete. Er sagt von dieser: „Sometimes, the lateral pinnae-are wholly abortive or wanting, and then the plant becomes T. Vittaria De Cand."

Auf welche Beobachtungen sich diese Annahme stützt, ist mir nicht bekannt. Die Splitgerbersche Abhandlung konnte ich nicht vergleichen. Ich habe bei einem ziemlich ausgiebigen Material von Tr. pinnatum [1]) nie etwas derartiges sehen können. Vielmehr waren die Sporangien stets an gewöhnlichen Blättern. Von Tr. Vittaria lag mir nur Eine Pflanze vor. Sie besaß ein kriechendes Rhizom und eine stark ausgesprochene Heterophyllie (Fig. 7).

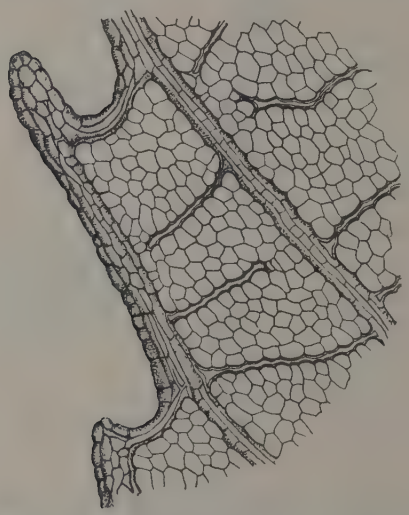


Fig. 9. Trichomanes pinnatum (?). Stück eines Blattes in Flächenansicht.

Daß Tr. Vittaria und Tr. pinnatum miteinander verwandt sind, ergibt sich deutlich aus dem anatomischen Bau der Blätter, welcher Presl [2]) zur Aufstellung seiner Gattung Neurophyllum veranlaßte. Es ist nicht nur der Blattrand mehrschichtig und mit einem charakteristischen Saum von langgestreckten, dickwandigen Zellen versehen (Fig. 9), sondern solche Zellen verlaufen auch quer im Blatt. Die mit solchen „striae" versehenen Trichomanes-Arten sind durch Übergänge mit denen verbunden, die sie nicht besitzen.

1) Ob diese, wie es scheint, ziemlich „variable" Art eine einheitliche oder eine Sammelart darstellt, ist mir nicht bekannt. Ein von H. v. Türckheim in Guatemala gesammeltes Exemplar hat an den Sporophyllen sehr lange Fiedern (z. B. Endfieder 16 cm lang). Man kann sich leicht vorstellen, wie solche Formen zu der vorerwähnten Meinung führen konnten. Ich sehe dabei ganz ab von der Frage, ob Tr. pinnatum und Tr. pennatum zusammengehören oder nicht, da das für die hier erörterte Frage nicht von Bedeutung ist. Der Türckheimsche Farn würde, da er jederseits nur drei fertile Seitenfiedern hat, wohl zu pennatum gestellt werden.

2) K. Presl, Hymenophyllaceen, S. 18.

Eine von Dr. v. Luetzelburg unter 22230 bei San Felipe gesammelte Art z. B. zeigt die „striae“ viel weniger, in geringerer Zahl und Ausbildung. Manche Felder zwischen den Nerven haben gar keine, in anderen kommen sie als Zellen vor, die entweder an die Nerven sich ansetzen (aber in den untersuchten Fällen niemals von einem Nerv zum andern sich erstreckten) oder einzeln zwischen den Blattzellen liegen. Nur nahe dem Blattrande erreichen sie eine bedeutendere Länge.

Die vereinzelten Sklerenchymzellen sind bald mit Deckzellen versehen, bald ohne solche. Auch können die Deckzellen ohne Sklerenchymzellen vorkommen.

Auch die Aussteifung des Blattrandes wird bei dieser Art eigentlich nur zwischen den fertilen Nerven in stärkerem Maße durchgeführt.

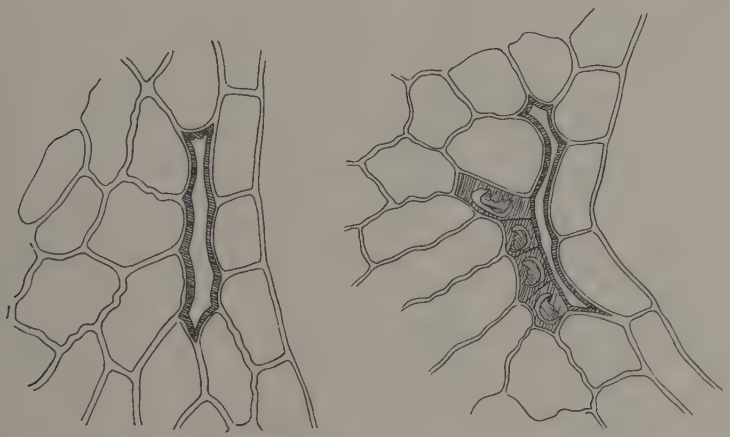


Fig. 10. Trichomanes sp. Flächenansichten von Blattstücken, links mit einzelner Sklereide, rechts eine solche, die teilweise mit Deckzellen versehen ist.

Zwischen den sterilen kann sie ganz unterbleiben oder auf eine (manchmal der „Deckzellen“ entbehrende) Sklerenchymzelle beschränkt sein (Fig. 10 rechts). Derartige Parenchymzellen erinnern in ihrer Gestalt an die Spikularzellen der Vittariaceen.

Man könnte vermuten, diese Trichomanes-Art sei durch Kreuzung einer mit „Striae“ versehenen Form mit einer diese entbehrenden entstanden oder sie sei eine durch äußere Einflüsse in der Entwicklung der Striae gehemmte Form von Tr. pinnatum. Aber bei der Seltenheit des Auftretens von Farnbastarden ist die erstere Annahme nicht sehr wahrscheinlich, die zweite läßt sich an totem Material nicht prüfen. Aber da die Pflanzen fruktifizierten, sind sie nicht als Kümmerformen

zu betrachten. Man wird sie als einen Übergang von Striae-besitzenden zu Striae-losen ansehen dürfen. Jedenfalls sind die ersteren Formen unter sich näher verwandt, als mit den letzteren, wenn sie sich auch von diesen ableiten mögen. Auch an ein und demselben Blatte kann die Zahl der Striae schwächer, in den unteren Fiedern, z. B. kleiner sein, als in den oberen. Eine mit schmäleren Fiedern versehene Form hatte gar keine Striae.

Die Striae-besitzenden Formen haben in Tr. Vittaria eine heterophylle Abzweigung gebildet.

Dagegen spricht auch nicht, daß es (nach der Auffassung von Sir William Hooker)[1]) mit Tr. pinnatum verwandte Trichomanes-Arten gibt, die keine „Striae" haben, z. B. Tr. Hostmannianum. Denn nach unserer Auffassung leitet sich eben Tr. Vittaria von einer solchen „Striae"-besitzenden Form ab, die ihrerseits wieder mit Striae-losen Trichomanes-Arten verwandt sein mögen.

Die Ableitung der übrigen heterophyllen Formen ist jedenfalls anderwärts zu suchen als bei Tr. pinnatum. Der Aufbau der Sporophylle der heterophyllen Trichomanes-Arten (einschließlich Tr. heterophyllum) aber ist im wesentlichen überall derselbe.

Aber so lange man nicht ein ungegliedertes Blatt von der Gestalt des in Fig. 7 abgebildeten, an demselben Rhizom mit fertilen gefiederten Blättern von Tr. pinnatum antrifft, kann man Tr. Vittaria nicht zu Tr. pinnatum stellen (so wenig als man Tr. heterophyllum zu Tr. crispum rechnet), sondern sie nur von einer Form wie Tr. pinnatum ableiten. Demnach scheint mir Christensen im Recht zu sein, wenn er[2]) Tr. Vittaria wieder als besondere Art aufführt. Sie gehört zu den Heterophyllen, aber hat einen anderen Ursprung als z. B. Tr. diversifrons.

Ob es Regel oder Ausnahme ist, daß im unteren Teil des Sporophylls keine Sori vorhanden sind, muß ich, da mir nur Ein fertiles Blatt vorlag, dahingestellt sein lassen. Jedenfalls ist das als ein abgeleitetes Verhalten zu betrachten.

Übrigens treten in den fertilen Fiedern von Tr. pinnatum die Nerven nicht selten miteinander in Verbindung[3]), was man als die erste Andeutung einer Netznervatur, wie sie bei Tr. diversifrons auftritt, betrachten kann. Wir sahen aber, daß geschlossene Nervatur auch bei Farnen wiederholt als Parallelbildung aufgetreten ist und werden des-

1) W. Hooker, Garden ferns zu Plate 8.

2) C. Christensen index filicum, p. 651.

3) Presl (a. a. O. S. 7) führt an, „daß Neurophyllum pinnatum dergleichen besitzt, hat schon der scharfsichtige Hedwig klar und deutlich dargestellt".

halb mit der Benützung dieses Merkmales für die Verwandtschaftsfrage vorsichtig sein müssen.

3. Trichomanes spicatum. Diese Art hat ihren Namen daher, daß die Sori scheinbar ohne verbindende Blattfläche an der Spindel des Sporophylls stehen. In Wirklichkeit ist an der Spindel noch ein schmaler, an dem Stück oberhalb der Sori deutlicher hervortretender Saum vorhanden. Die Blattfläche ist also nur viel schmäler als an den Sporophyllen der beiden vorher besprochenen Arten. Tr. spicatum war mir dadurch von besonderem Interesse, daß die oben nachgewiesene Homologie der einnervigen mit einem Sorus endigenden Sporophyllteile mit einem Fiederblättchen ohne weiteres hervortritt. Es gibt nämlich Übergangsbildungen zwischen sterilen und fertilen Blättern. Es kann ein fertiles Blatt in seinem oberen Teil steril werden[1]) und umgekehrt ein steriles oben fertil. In diesen Fällen tritt deutlich hervor, daß die einnervigen mit einem Sorus endigenden Gebilde einem auf einen fertilen Nerven reduzierten Fiederlappen entsprechen. Und ebenso ist die Homologie der typischen Sporophylle mit einem ganzen Blatt hier ohne weiteres sichtbar!

Die Behaarung ist von der von Tr. heterophyllum wesentlich verschieden. Ausgewachsene Blätter zeigten nur noch spärliche Reste von Haaren. Auf jüngeren waren Zellreihen aus breiten (wahrscheinlich gerbstoffführenden) Zellen vorhanden, die bald verschrumpften und sich von den Borstenhaaren von Tr. heterophyllum durchaus unterschieden. Auf die radiäre Anordnung der Blätter wurde schon oben hingewiesen.

4. Trichomanes diversifrons Mett. (=Tr. elegans Rudge). Ob Tr. diversifrons Mett., bei dessen Sporophyll die Sori einer zusammenhängenden Blattfläche eingesenkt sind und die sterilen Blätter eine Netznervatur aufweisen, mit Tr. spicatum näher verwandt ist, möchte ich nicht erörtern, die Haare auf den Blättern sind von denen von Tr. spicatum einigermaßen verschieden. Borstenhaare fehlen.

Für unsere Zwecke genügt es gezeigt zu haben, daß die nach Abtrennung von Tr. heterophyllum übrigbleibende Gruppe auch keine einheitliche ist.

Trichom. Vittaria leiteten wir ab von einer Form, die Tr. pinnatum glich. Diese Art hat sicher einen anderen Ursprung, als die anderen heterophyllen Trichomanes-Arten mit der Blattfläche eingesenkten Soris. Dafür spricht namentlich auch die Verschiedenheit der Behaarung.

1) Einen solchen Fall hat Sir William Hooker abgebildet (Garden ferns. London 1862, Pl. 61).

Fragen wir schließlich noch, ob eine Sporophyllgestaltung, wie sie eben für die heterophyllen Trichomanes-Arten nachgewiesen wurde, auch bei anderen Farnen vorkommt, so werden wir die einzelnen dabei beteiligten Faktoren gesondert betrachten müssen. Eine Verlängerung des Stiels der Sporophylle gegenüber dem der Laubblätter ist häufig. Eine Vermehrung der Fiederzahl gegenüber der bei den sterilen Blättern vorhandenen (nicht zu verwechseln mit der Einzelausbildung von Nerven, die bei den sterilen Blättern in einer zusammenhängenden Blattfläche verlaufen), findet sich z. B. in auffallender Weise bei Marsilia polycarpa[1]). Für die Reduktion der Nervenverzweigung in den fertilen Fiedern (nicht etwa für die Reduktion der Gesamtnervatur in dem fertilen Blatteil) ist mir kein durchaus vergleichbarer anderer Fall bekannt. Dagegen kommt, wie schon das oben angeführte Beispiel von Xiphopteris zeigt, dies Vereintbleiben fertiler Fiedern (bzw. Fiederlappen) öfters vor. Die eigenartige Verbindung der drei Faktoren aber ist, so weit meine Kenntnis reicht, beschränkt auf die Sporophylle von Tr. diversifrons und Tr. Vittaria, die, wie wir sahen, offenbar von verschiedenen Ausgangsformen sich ableiten. Tr. spicatum hat zwar die Reduktion der fertilen Fiedern auf einen Nerven, aber sie sind nur durch einen schmalen Saum verbunden und auch ihre Überzahl gegenüber den Fiedern des sterilen Blattes ist keine so große, wie bei den anderen, bei denen wir mit die merkwürdigsten Fälle von Heterophyllie im Pflanzenreich antreffen.

§ 3. Die Verzwergung bei den Hymenophyllaceen mit besonderer Berücksichtigung von Trichomanes minutissimum.

In einer früheren kurzen Mitteilung[2]) besprach der Verf. einige Zwergformen von Polypodiaceen. Die kleinsten aller Farne aber, die sich unter den Hymenophyllaceen finden, wurden damals nicht berücksichtigt. Zunächst ist zu erwähnen, daß in beiden Hymenophyllaceengattungen Zwergformen aufgetreten sind.

Hymenophyllum parvifolium Baker wächst in Moulmein (Hinterindien[3]). Die etwa 2 mm langen, 1 mm breiten Blätter tragen einen einzigen Sorus an ihrer Spitze. Eines der fadendünnen Stämmchen, das ich vor Jahren untersuchen konnte, hatte eine sehr reduzierte Haplostele mit wenigen Tracheiden.

Trichomanes weist eine größere Zahl von Zwergformen auf, so-

1) Organogr., 3. A., S. 1260.
2) K. Goebel, Zur Kenntnis der Zwergfarne, Flora 111 (1918), p. 268.
3) Abbildung z. B. bei Beddome, Ferns of British Indien und Ceylon, p. 28.

wohl in der alten als der neuen Welt. Wir verdanken G. Karsten[1]) Angaben über deren Bau. Besonders merkwürdig ist das im malaiischen Archipel offenbar ziemlich verbreitete Tr. Motleyi. Es fehlen im Stämmchen und im sterilen Blatt Tracheiden vollständig, nur im Sporophyll sind sie noch vorhanden.

Derartig einfach gebaute Farne legten natürlich die Frage nahe, ob die Einfachheit eine ursprüngliche („primitive") oder eine abgeleitete („reduzierte") sei.

Schon der einfache Blattbau der nicht verzwergten Hymenophyllaceen forderte ja zu einem Vergleich mit dem der Moose heraus. Wir können uns also nicht wundern, wenn schon vor der Zeit der Deszendenztheorie Presl[2]) die Hymenophyllaceen als ein Verbindungsglied der Farne mit den Moosen und Lebermoosen betrachtete. Dabei würden die einfach organisierten, am meisten an die Moose erinnernden Zwergformen natürlich in erster Linie in Betracht kommen.

In der Blütezeit phylogenetischer Hypothesen hat denn auch K. Prantl[3]) Presls Auffassung weiter auszubauen versucht. Er dachte sich, daß bei den primitivsten Farnen ein der Anthoceroskapsel sehr ähnliches Gebilde als „Blatt" an der Hauptachse gestanden sei, das allmählich ein gesteigertes Längenwachstum erfuhr und sich dabei in einen unteren, sterilen, vegetativen Teil, den Blattnerven (nebst Mesophyll) und einen oberen Teil, den Sorus, sonderte, in dem nunmehr die Sporenbildung ausschließlich stattfand.

Derartige, nur mit einem terminalen Sorus versehene Blätter finden sich ja tatsächlich nicht nur bei Hymenophyllum parvifolium, sondern auch bei verzwergten Trichomanes-Arten. Dem Sorus wird dann das Vorhandensein eines Leitbündels in dem Sporophyll zugute kommen, das bei Vergrößerung der Blattfläche in diese Äste abgeben kann. Daß bei Tr. Motleyi nur in dem Sporophyll die Tracheidenbildung eintritt, ist ja allerdings sehr auffallend, könnte aber schließlich auch als der Anfang einer — den Moosen gegenüber — höheren Gewebegliederung gedeutet werden.

Prantls kühne Spekulation hat freilich wenig Anklang gefunden. Aber wer weiß, ob sie nicht noch einmal auflebt. Die Entdeckung der merkwürdigen Rhyniaceen hat ja auch die Phylogenetik

1) G. Karsten, Morphologische und biologische Untersuchungen über einige Epiphytenformen der Molukken (Ann. de jardin bot. de Buitenzorg, Vol. XII, 1895).

2) K. Presl, Hymenophyllaceen. Prag 1841, S. 6.

3) K. Prantl, Untersuchungen zur Morphologie und Gefäßkryptogamen. 1. Heft: Die Hymenophyllaceen. Leipzig 1875.

neu belebt. Rhynia hat bekanntlich den Sporogonien von Anthoceros ähnliche Sporangien am Ende der Auszweigungen des Vegetationskörpers. Setzt man mit Prantl den terminalen Sorus eines Trichomanesblattes mit einem Anthoceros-Sporogon in Parallele und denkt sich den unteren Teil blattartig abgeflacht, so erhält man ein Gebilde, wie ein Sporophyll von Trichomanes minutissimum u. a. (vgl. z. B. Fig. 11, 17).

Von einer Sproßachse begrenzten Wachstums sind die Blätter dieser kleinen Trichomanes-Arten weder morphologisch noch anatomisch erheblich verschieden. Beide wachsen (wie Karsten für Tr. Motleyi feststellte und wohl auch für andere ähnliche Formen angenommen werden darf) mit einer zweischneidigen Scheitelzelle und sind auch in ihrem anatomischen Bau nur wenig verschieden, beide sind auch mit einfachen Rhizoiden an der Unterlage befestigt, da an der Sproßachse keine Wurzeln gebildet werden.

Der einzige Unterschied zwischen einem Rhizom und einem Sporophyll ist der, daß das Sporophyll zwei durch Scheinnerven ausgesteifte seitliche Flügel besitzt, die als Assimilationsflächen dienen. Es wäre also zunächst eine Trennung der ursprünglich gleichen Auszweigungen des Vegetationskörpers in Achsen und Sporophylle eingetreten. Aus den letzteren ließen sich dann die reicher gegliederten Sporophylle anderer Formen und die sterilen Blätter ableiten. Die Wurzeln müßten dann ebenso wie der höher ausgebildete anatomische Bau dazu kommen, um eine der großen Trichomanes-Arten zustande zu bringen.

Derartige Hypothesen lassen sich leicht noch weiter ausspinnen. Sie gehören aber, wie nicht weiter ausgeführt zu werden braucht zu denen, die man als „Kolibrismen“ bezeichnen könnte, weil sie schillernd in der Luft schweben und lustig anzusehen sind — aber keinen festen Boden unter den Füßen haben.

Eine nüchterne Überlegung wird vielmehr diese Zwergformen als durch Rückbildung entstanden betrachten, sowohl in anatomischer als in morphologischer Hinsicht.

Hymenophyllum parvifolium ist im malaiischen Archipel meines Wissens bis jetzt nicht gefunden worden. Die Zwerg-Trichomenes-Arten aber sind dort offenbar weiter verbreitet, als man bis jetzt annahm.

Bei Fort de Kock (Sumatras Westküste) sammelte ich 1925 eine rindenbewohnende Trichomanes-Art, die mit keiner der von van Alderwerelt in seinen „Malayan ferns“ aufgezählten Arten (Trich. peltatum, Motleyi, pannosum, Beccarianum) übereinstimmt. Dagegen gehört sie

höchstwahrscheinlich zu dem bis jetzt nur von den Molukken bekannten Tr. minutissimum v. A. v. R.[1]). Dafür spricht vor allem die sonderbare Gestalt des Indusiums (Fig. 11).

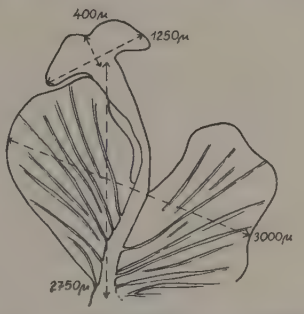


Fig. 11. Trichomanes minutissimum. Etwa 13× vergr. Fertiles Blatt.

Freilich wird die Entscheidung der Frage nach der Übereinstimmung beider Formen deshalb erschwert, weil der Autor von Tr. minutissimum den anatomischen Verhältnissen zu wenig Rechnung trug und offenbar eine unhaltbare Vorstellung von den Scheinnerven der Trichomanes-Arten hat. Er betrachtet als solche nach seiner Diagnose nur die, welche mit den übrigen nicht in Verbindung stehen. Diese wurden von Prantl früher als Streifen („striae") bezeichnet, was aber kaum erforderlich sein dürfte. Indes können als Scheinnerven nur solche bezeichnet werden, welche keine Tracheiden führen, sondern nur Sklerenchymfasern mit „Deckzellen". Dabei ist es nicht von Belang, ob sie isoliert verlaufen oder nicht. Wenn also der genannte Pteridologe von seinem Tr. minutissimum angibt „spurious veinules few, parallel to the real veins", so ist dies ganz irreführend, denn nur die fertilen Blätter weisen einen „echten" Nerv auf, den Mittelnerv, alle anderen, auch die sich an den Mittelnerv ansetzenden sind also Scheinnerven. Die sterilen Blätter aber haben, ebenso wie dies Karsten für Tr.

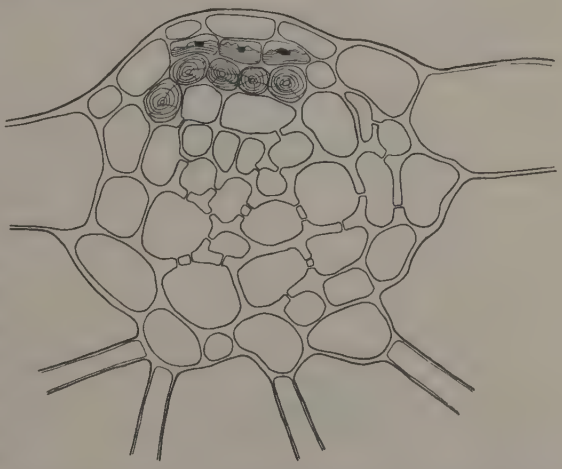


Fig. 12. Trichomanes minutissimum. Querschnitt durch ein steriles Blatt. Keine Tracheiden, oben Sklerenchymfasern, unten Rhizoidansätze, etwa 330×.

1) Zuerst beschrieben in „The Amboina Pteridophyta collected by C. B. Robinson (The Philippine Journal of Science, Section C. Botany, Vol. XI, 1916.

Motleyi nachgewiesen hat, überhaupt keine echten Nerven, sondern nur Scheinnerven — was natürlich nur auf Schnitten geprüft werden kann.

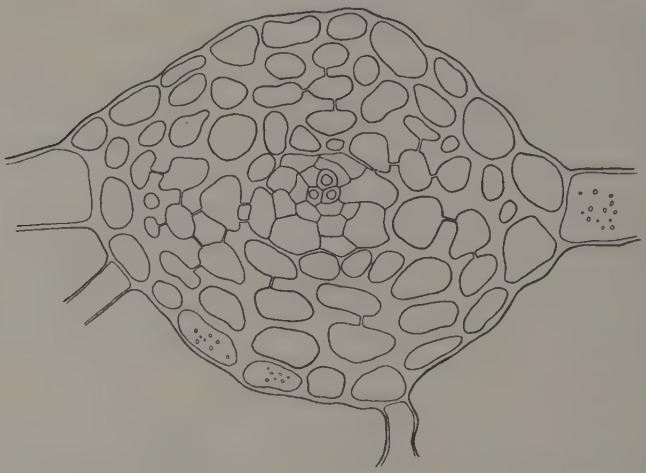


Fig. 13. Trichomanes minutissimum. Querschnitt durch die Mittelrippe eines fertilen Blattes, in der Mitte die Tracheiden (etwa 330×), unten Rhizoidansätze.

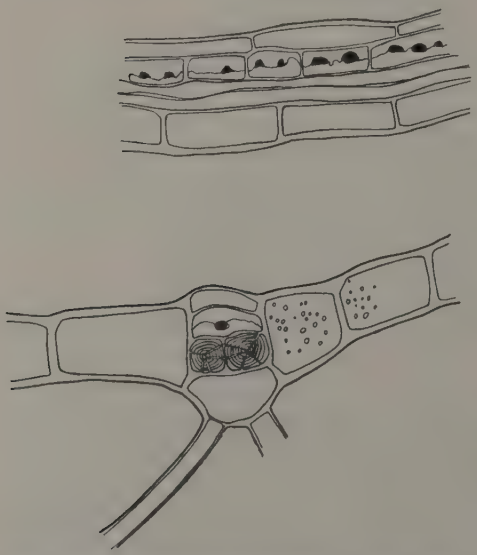


Fig. 14. Trichomanes minutissimum. Unten Querschnitt, oben Längsschnitt durch einen Scheinnerven. Die Kieselkörper der Deckzellen dunkel gehalten.

Fig. 12 zeigt einen Querschnitt durch die Basis eines sterilen Blattes.

Es sind nahe der Oberfläche fünf Sklerenchymfasern getroffen, oberhalb deren die eigentümlichen „Deckzellen" mit Kieselkörpern liegen. Im übrigen enthält der Nerv nur eine Anzahl von Zellen mit verdickten Wänden.

Im Querschnitt durch den Mittelnerv eines fertilen Blattes (Fig. 13) sieht man dagegen drei schmale Tracheiden, die von einigen dünnwandigen Zellen umgeben sind, die man vielleicht als Vertreter eines „Phloëms" betrachten kann.

Die Seitennerven sind auch im fertilen Blatt Scheinnerven — eben so die im Indusium verlaufenden.

Fig. 14 unten zeigt einen Querschnitt durch einen seitlichen Scheinnerven. Es sind nur zwei Sklerenchymfasern vorhanden, die nach oben von Einer Deckzelle überlagert werden.

In Fig. 15 ist ein solcher Scheinnerv in Oberansicht gezeichnet, in Fig. 14 oben im Längsschnitt. Die Kieselkörper in den Deckzellen sind in Fig. 14 schwarz gehalten. Man sieht, daß in Einer Zelle meist zwei, nicht selten auch mehr vorhanden sind.

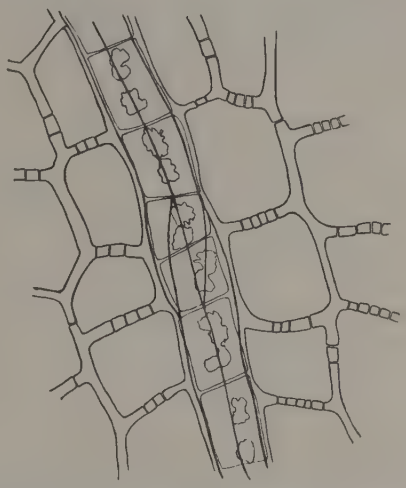


Fig. 15. Trichomanes minutissimum. Flächenansicht eines Scheinnerven.

Die Scheinnerven sind es auch, aus welchen, abgesehen vom Stiel und den Randzellen, die unten zu erwähnenden blattbürtigen Rhizoiden entspringen. — Die Möglichkeit dazu geht aus dem oben kurz geschilderten Bau der Nerven ja ohne weiteres hervor.

Im Stämmchen ist eine von einer Endodermis umgebene, sehr einfach gebaute „Stele“ vorhanden (Fig. 16), in der man eine, freilich nicht sehr auffallend ausgebildete Tracheide (in anderen Fällen mögen es auch einige sein), umgeben von einigen dünnwandigen Zellen, wahrnimmt. Ob diese durchgehends oder nur in der Nähe fertiler Blätter vorhanden ist, wurde nicht geprüft.

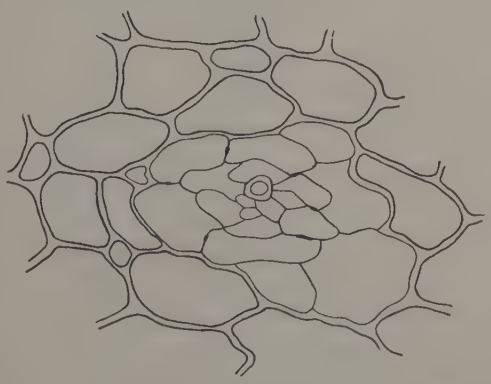


Fig. 16. Trichomanes minutissimum. Querschnitt durch die Stele des Stämmchens, etwa 620× vergr.

Tr. minutissimum zeigt also eine etwas höhere anatomische Ausbildung als Tr. Motleyi, das nach Karsten Tracheiden nur im Sporo-

phyll, nicht aber im Stämmchen und den sterilen Blättern aufweist, während diese bei Tr. peltatum im unteren Teile noch vorhanden sind — Verhältnisse, die kaum anders als durch verschieden weitgehende Rückbildung zustande gekommen gedeutet werden können.

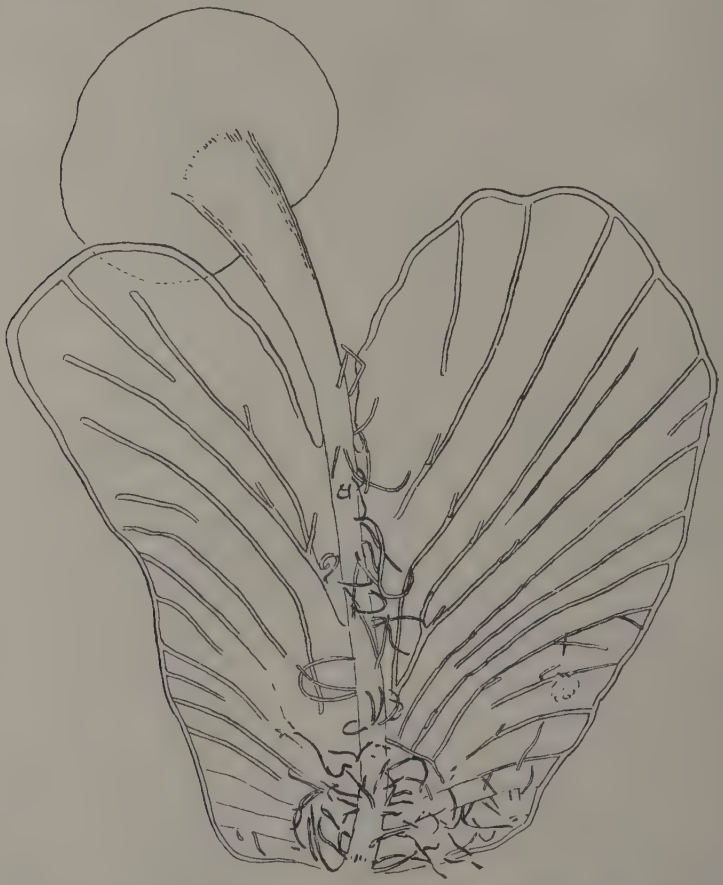


Fig. 17. Trichomanes minutissimum. Blatt von unten, stärker als in Fig. 11 vergr. Rhizoiden aus den Scheinnerven entspringend.

Auch andere Angaben in der Diagnose von Tr. minutissimum stimmen nicht ganz mit meinen Befunden. So, wenn angegeben wird, der Mittelnerv (die „costa") der Sporophylle endige in der Einbuchtung. Bei dem Sumatrafarn ist dies nicht der Fall. Der Sorus nimmt nicht das ganze Ende der Costa ein. Deren Fortsetzung unterhalb des Sorus führt sogar Krümmungen aus, die, wenn die Sporophylle der Baum-

rinde anliegen, bedingen, daß der Sorus sich rechtwinkelig zum Substrat einstellt und sich so von diesem abhebt. Für die Sporenverbreitung wird dies von Bedeutung sein. Die Costa-Fortsetzung kann auch Rhizoiden bilden (Fig. 17), die Tracheiden der Mittelrippe treten aber nicht in sie ein.

Trotz dieser Verschiedenheiten (die in Wirklichkeit vielleicht gar nicht vorhanden sind) muß ich aber annehmen, daß das von mir in Sumatra gesammelte Zwerg-Trichomanes wirklich Tr. minutissimum ist. Namentlich spricht dafür die starke Lippenbildung des Indusiums, welche den andern oben aufgezählten malaiischen Zwergtrichomanes-Arten abgeht. Sie ist um so bemerkenswerter, als Prantl ausdrücklich für die Sektion Microgonium von Hemiphlebium hervorhebt „indusii labia brevia" (a. a. O. S. 46). Deshalb möchte ich eine Neubezeichnung der Sumatrafarne unterlassen und sie zu Tr. minutissimum rechnen, für die somit

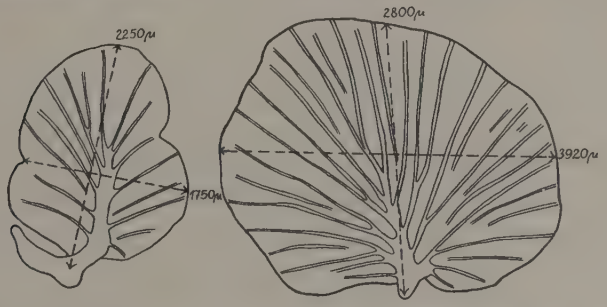


Fig. 18. Trichomanes minutissimum. Zwei Blätter etwa 13× vergr.

zwei Standorte — einer im Westen und einer im Osten des malaiischen Florengebietes — nachgewiesen sind.

Die sterilen Blätter sind dadurch ausgezeichnet, daß sie je nach ihrer Gestalt eine mehr fiederige oder mehr fächerförmige (Fig. 18) Nervatur haben. Erstere findet sich bei langgestreckten schmalen, letztere bei mehr abgerundeten breiteren Blättern. Die Größenverhältnisse gibt van Aldewerelt zu 4—5 mm Länge und 1—4 mm Breite an.

Das in Fig. 11 abgebildete Sporophyll war 2,7 mm lang, etwas über 3 mm breit. Die Breite der Indusiumlippen betrug zusammen 1,25 mm. Das mehr fächerfärmig innervierte Blatt (Fig. 18, rechts) war 2,8 mm lang, 3,9 mm breit, das mit Fiedernervatur 2,25 mm lang, 1,75 mm breit.

Schon diese wenigen Zahlen zeigen, daß Schwankungen in der Größe vorkommen. Das gilt auch für die Blattstiele. Diese sollen mit dem unteren Teil der Costa „decidue et obscure tomentosi" sein.

Ich fand an den Blättern zweierlei Haare. Einmal dunkel gefärbte Rhizoiden, wie sie auch am Rhizom stehen. Diese sind wohl mit dem „tomentum“ gemeint. Sie entspringen aber, wie schon erwähnt, nicht nur der Costa und deren Verlängerung, sondern auch den Scheinnerven des Blattes und dem Rande. Da sie nicht auf allen Blättern in gleichgroßer Menge vorhanden sind, so ist wohl anzunehmen, daß für ihr Auftreten äußere Einwirkungen maßgebend sind.

Außerdem finden sich auf der Costa noch aus meist drei Zellen bestehende Zellreihen mit drüsiger Endzelle, vermutlich sind sie auch an der Rhizomknospe vorhanden.

Die Haarbildungen dürften bei diesen Zwergtrichomanes-Arten von besonderer Bedeutung sein. Man kann aus ihnen wohl schließen, daß diese als „Hemiphlebium“ zusammengefaßten Zwergformen von verschiedenen Sektionen der Gattung Trichomaes sich ableiten. So hat Giesenhagen[1]) an einem südamerikanischen Zwergtrichomanes (Tr. Goebelianum) am Rande stehende Dornenhaare nachgewiesen und schließt daraus wohl mit Recht auf verwandtschaftliche Beziehungen zu Trichomanes labiatum, muscoides u. a. Christ reiht sie in die Gruppe Euhemiphlebium, die malaiischen Zwergformen in Microgonium ein. Wo sich die malaiischen Zwergtrichomanes anschließen lassen, vermag ich derzeit nicht zu sagen und möchte hier nur auf die Fragestellung hinweisen.

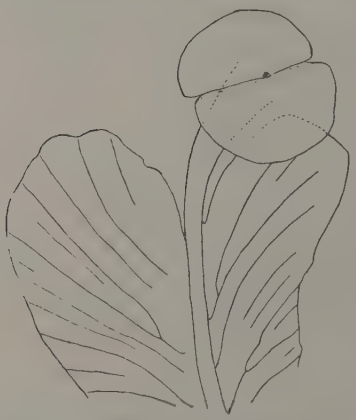


Fig. 19. Trichomanes minutissimum. Fertiles Blatt etwa 15× von oben.

Nach Christ[2]) sollen die Angehörigen der Sektion Microgonium meist einen längs dem Blattrande verlaufenden Scheinnerven besitzen. Ich habe einen solchen bei keiner der untersuchten Formen angetroffen — auch nicht bei Tr. Motleyi, wo er an den fertilen Blättern vorhanden sein soll. Es sind zwar bei allen diesen Formen Saumzellen vorhanden, die sich in ihrer Gestalt etwas von den inneren Zellen unterscheiden, aber kein Randnerv. Dieser müßte natürlich ein „Scheinnerv“ sein und demgemäß mehrschichtig und mit Sklerenchymfasern versehen. Davon ist aber nichts zu sehen.

1) K. Giesenhagen, Über hygrophile Farne. Flora 76 (1892), S. 129.
2) H. Christ, Die Farnkräuter der Erde, S. 24.

Die Randzellen sind gerade bei Tr. minutissimum auffallend, können aber nicht als Randnerven bezeichnet werden. Höchstens könnte man sie mit den die Nerven bedeckenden Zellen vergleichen, zumal sie wie diese die Fähigkeit haben, Rhizoiden zu bilden.

Um für die Frage nach dem Verhältnis des Nanismus zur Zellengröße einige Anhaltspunkte zu gewinnen, wurden von Frl. Dr. Ossenbeck einige Messungen zum Vergleich mit einer Trichomanes mittlerer Größe (Tr. radicans) vorgenommen.

Es ergab sich im Mittel von sechs Messungen an Blattzellen:

	Tr. radicans	Tr. minutissimum
Zellänge	0,069 mm	0,067 mm
Zellbreite	0,046 „	0,03 „
Sporendurchmesser .	0,034 „	0,017 „
Sporangienlänge . .	0,244 „	0,165 „

Es zeigte sich also (soweit aus diesen Zahlen sich ein Schluß ziehen läßt), daß die Blattzellen von Tr. minutissimum an Größe nicht sehr erheblich von denen von Tr. radicans verschieden sind (nur sind sie schmäler als diese). Die Verzwergung der Blattflächen beruht also hauptsächlich auf der geringeren Zahl der Zellen, die ein Blatt aufbauen. Erheblich kleiner als die von Tr. radicans sind dagegen die Sporen und die Sporangien. Diese Verringerung dürfte also, ebenso wie die Vereinfachung des anatomischen Aufbaues als eine Folge der verringerten Zellenzahl der Zwergform zu betrachten sein.

Daß Zwergformen in verschiedenen Verwandtschaftskreisen der Farne und selbst innerhalb der Hymenophyllaceengruppe unabhängig voneinander wiederholt aufgetreten sind, dürfte aus dem oben Mitgeteilten aufs Neue hervorgehen.

§ 4. Leptosporangiate Farne mit monangischen Soris.

Unter Farnen mit monangischen Soris verstand Prantl eusporangiate Farne mit einzelnen Sporangien wie Botrychium, Ophioglossum u. a., ferner leptosporangiate wie Osmundaceen und Schizaeaceen, die Bower später als „Simplices“ bezeichnet hat. Da die Prantlsche Bezeichnung wohl mit Recht keinen Anklang gefunden hat, so mag sie hier in anderem Sinne verwendet werden, für Farne, die Gattungen angehören, deren Sorus normal aus mehreren Sporangien besteht, aber bei einigen Arten auf die Einzahl verringert ist. Ein derartiger Fall war mir bis jetzt weder aus eigener Anschauung noch aus der Literatur bekannt.

Ich fand dann zwei Beispiele dafür bei Durchsicht der schönen Farnsammlung, die Herr Prof. Dr. Karl Troll von seinen Forschungsreisen in Bolivien zurückgebracht hat.

Bower[1]) erwähnt als Beispiel für eine wahrscheinliche Reduktion der Sporangienzahl nur die Untergattung Eu-Gleichenia von Gleichenia. Die gewöhnliche Zahl ist hier zwei — gelegentlich findet sich auch nur Eines. Ob man hier eine Reduktion annehmen soll, ist aber immerhin zweifelhaft, weil Gleichenia mit Gruppen verwandt ist, die nur einzelne Sporangien haben, z. B. mit den Schizaeaceen. Man könnte also die Einzahl auch bei den Gleichenia als die primitivere betrachten, die Mehrzahl der Sporangien als abgeleitet. Bei den im folgenden zu schildernden Farnen ist aber ein solcher Zweifel dagegen nicht wohl möglich.

Unzweifelhafte Reduktion auf ein Sporangium liegt vor in der Makrosoris von Azolla[2]). — Das terminale Sporangium allein bleibt übrig, aber von den verkümmernden werden einige meist noch angelegt.

Dagegen wäre es nicht berechtigt, etwa die Sporangien von Ceratopteris, die einzeln teils auf Blattnerven, teils auch auf der Blattfläche stehen, als einem Sorus entsprechend zu betrachten.

Wir kennen allerdings die Herkunft von Ceratopteris nicht. Aber die Analogie mit anderen leptosporangiaten Farnen spricht dafür, daß es sich um eine „Zerstreuung" von ursprünglich in Gruppen angeordneten Sporangien handelt. Dagegen finden sich monangische Sori in der Gattung Cheilanthes.

Unter Nr. 863 sammelte Dr. K. Troll bei Nuevo Mundo auf einem Felsenhügel eine Cheilanthes, die jedenfalls mit Ch. myriophylla verwandt ist, also in die Gruppe der durch feingegliederte kleinere Teilblättchen ausgezeichneten xerophilen Cheilanthes-Arten gehört, die vom südlichen Nordamerika durch Mittelamerika hindurch die Kordillere von Südamerika erreichen. Sie hat auf der Unterseite des Blattes zahlreiche Schuppen, die wie ein Schleier das Blatt bedecken, auf der Oberseite ziemlich lange, dickwandige Haare. Die Blätter sind dreifach gefiedert, die Fiederchen sehr klein, nur mit dem vorderen Rande nach unten eingebogen. Daß diese Einbiegung des Blattrandes nach unten bei einer Anzahl von xerophilen Anden-Farnen aus verschiedenen Gattungen verkommt, wurde früher hervorgehoben[3]). Es handelt sich dabei um eine auch bei Samenpflanzen öfters vorkommende Verringerung der freien Blattfläche. Leider ist nicht bekannt, inwieweit diese Blattgestaltung

1) F. O. Bower, The ferns, Vol. II, S. 203.
2) Vgl. Goebel, Organogr., 3. A., S. 1279, Fig. 1365.
3) Goebel, Pflanzenbiol. Schilderungen II, S. 21 *ff.*

von äußeren Bedingungen unmittelbar beeinflußt wird, ob also z. B. die mit solchen Blättern ausgerüsteten Arten bei Feuchtkultur flach ausgebreitete Blätter bilden können.

Hier darf — obwohl es nicht zur Sache gehört — erwähnt werden, daß diese Cheilanthes-Arten — trotzdem sie zu den Xerophyten gehören — mit ihrer Blattfläche Wasser aufnehmen können[1]). Läßt man ein abgeschnittenes Blatt von Cheilanthes lendigera welken und steckt es so ins Wasser, daß eine Wasseraufnahme durch die Stielfläche ausgeschlossen ist, so sieht man zunächst, daß die Schuppen benetzbar sind und das Wasser die zwischen ihnen befindliche Luft verdrängt. In kurzer Zeit wird das Blatt dann wieder frisch, und während es vorher eingekrümmt war, breitet es sich jetzt wieder aus. Ob die Wasseraufnahme durch die Schuppen (die im trockenen Zustand wohl die Transpiration der Blattunterseite herabsetzen) oder durch die Blattoberfläche erfolgt, mag hier nicht weiter erörtert werden. Es kann die Wiederausbreitung der Blätter auf Membranquellung (wie bei den Moosen) oder Turgordehnung beruhen. Bei toten Blättern kann wohl nur die erstere in Betracht kommen, da quellbare Zellinhalte nicht bekannt sind. Es wurden in Trockenstellung befindliche Blätter durch Eintauchen in Alkohol abgetötet. Es zeigte sich, daß auch sie bei Eintauchen in Wasser sich wieder ausbreiteten. Es handelt sich dabei also um Membranquellung, die natürlich am lebendeu wie am toten Blatte stattfinden kann.

Hier handelt es sich indes um die Sporangienbildung der in die Verwandtschaft von Cheil. myriophylla gehörigen anderen Cheilanthes-Art.

Macht man die Fiederchen durchsichtig und betrachtet sie von oben, so sieht man, daß der eintretende Nerv sich nur wenig verzweigt, die Nervenenden sind nach der Unterseite hin meist umgebogen und tragen statt eines Sorus ein einzelnes Sporangium (Fig. 20). Dieses ist nicht aufrecht auf der Blattfläche, sondern umgebogen, so daß die Stomiumregion von der Blattfläche abgekehrt ist. Für die Sporenverbreitung dürfte das von Bedeutung sein. Ebenso die starke Verdickung der Zellwände des Anulus, die wohl eine besondere kräftige Schleuderbewegung bedingt — die Sporen haben es hier nicht ganz leicht, aus der eingebogenen Blattfieder und dem Schuppenpelz heraus ins Freie zu gelangen. Das Maximum von Sporangien, die ich in Einem Fiederchen beobachtete, war 3, das Minimum 1. Die Sporenzahl betrug, so weit ermittelt werden konnte, 24.

1) Vgl. auch V. B. Wittrock, Biologiske Ormbunkstudier, Acta Horbi Bergiani, Bd. 1. Stockholm 1891.

Von Ch. myriophylla unterscheidet sich die vorliegende Form durch kleinere Fiedern, nur spärliche Behaarung auf deren Unterseite, deren keilförmigen (statt annähernd kreisförmigen) Umriß und ferner dadurch, daß das Indusium nicht, wie Christ für Ch. myriophylla angibt, rundum laufend, sondern nur am vorderen Rand vorhanden ist. Indes möchte ich die Artfrage hier nicht erörtern.

Daß die Reduktion der Sori auf ein Sporangium mit der Kleinheit der Fiederchen zusammenhängt ist klar. Es wird wahrscheinlich

Fig. 20. Cheilanthes sp. (K. Troll coll.). Blattfieder von unten schwach vergr. 5 monangische Sori sichtbar.

möglich sein, in der Gruppe, die Presl als „Physapteris" bezeichnet hatte, Übergänge zu dem monangischen Sorus zu finden. Jedenfalls ist der letztere weiter verbreitet. So hatten die im Münchener Garten kultivierten Cheil. lendigera durchaus monangische Sori. Bemerkt sei noch, daß die Gestalt der Fiedern in den systematischen Werken dann mißverständlich geschildert wird, wenn der umgebogene Rand der Fiedern mit dem Indusium gleichgestellt wird[1]). Das letztere (als häutige Fortsetzung des Blattrandes erscheinend) ist meist nur wenig entwickelt.

1) Vgl. Nat. Pflanzenfamilien, I, 4, p. 274.

Daß die Blattfläche nach unten eingebogen ist, zeigt sich schon daraus, daß das auch bei sterilen Blättern stattfindet.

Diese monangischen Sori mit ihren am Ende eines Nerven stehenden Einzelsporangien ergeben eine Ähnlichkeit mit den „Simplices". Wie bei diesen Cheilanthes-Arten steht z. B. auch bei der Schizaeacee Mohria unter dem „Indusium" auf einem Nervenast je ein Sporangium. (Vgl. z. B. die Abbildung bei Prantl, Untersuch. zur Morphologie der Gefäßkryptogamen, 2. Heft, Die Schizacaceen 1881, Taf. VIII, Fig. 140.)

An eine wirkliche Übereinstimmung mit Cheilanthes wird dabei niemand denken, zumal wir ja das Zustandekommen durch Reduktion bei Cheilanthes deutlich verfolgen können, während bei den Schizaeaceen überhaupt nur Einzelsporangien vorkommen. Man kann also auch sagen, es handle sich hier eigentlich nicht um eine Parallelbildung, sondern um eine Ähnlichkeit. Immerhin ist diese nicht nur als solche bemerkenswert, sondern auch deshalb, weil sie uns, wenn wir den Vorgang umkehren, erläutern kann, wie aus einem „monangischen" Sorus ein wirklicher Sorus werden kann.

Inhaltsübersicht.

In der Einleitung (§ 1) werden besprochen die Ähnlichkeiten und die Parallelbildungen, die beide bei leptosporangiaten Farnen sehr häufig auftreten und vielfach zu unrichtiger Auffassung der Verwandtschaft geführt haben.

Erwähnt werden Parallelbildungen in der Blattgestalt, in dem Auftreten von am sterilen Blatt nicht vorhandenen Längsnerven bei Soris und in der Indusienbildung. Namentlich wird die Indusienbildung in der Aspidiaceen-Reihe erörtert. Innerhalb dieser stellen die bisherigen „Woodsieae" keine natürliche Gruppe dar. Die Indusienbildung leitet sich ab von einem Indusium posticum, daß sich nach zweierlei Richtungen hin verändert hat. Es trat mit der Plazenta in Verbindung und wurde entweder zu einem sie umgreifenden „Indusium inferum" oder zu einem Indusium superum. Ein solches ist aber bei Dryopteris nicht, wie auch jetzt noch vielfach angenommen wurde, vorhanden, vielmehr nur ein hinten mit der Plazenta verwachsenes, später emporgehobenes Indusium posticum.

§ 2 bespricht die heterophyllen Trichomanes-Arten.

Die eigenartigen Sporophylle dieser heterophyllen Trichomanes-Arten kamen durch folgende Vorgänge zustande:

a) Vermehrung der Fiederzahl gegenüber der der sterilen Blätter.

b) Reduktion in der Ausbildung dieser Fiedern. Diese ist bei Tr. heterophyllum eine verhältnismäßig geringe, kann aber im oberen Teil bis zur Verminderung bis auf einen nur wenig gegabelten oder einen unverzweigt bleibenden fertilen Nerven gehen.

Diese Reduktion tritt bei den anderen heterophyllen Trichomanes-Arten in der ganzen Ausdehnung des Sporophylls auf.

c) „Verschmelzung" dieser Fiedern zu einer Fläche (Tr. diversifolium u. a.).

d) Verlängerung des Stieles und aufrechte Stellung.

2. Die heteropyllen Trichomanes-Arten stellen nicht eine „natürliche" Gruppe dar. Die heterophylle Ausbildung hat vielmehr von verschiedenen Ausgangspunkten aus stattgefunden.

§ 3. Die Verzwergung bei den Hymenophyllaceen.

1. In Sumatra wurde vom Verf. eine Zwergtrichomanes-Art gefunden, die in wesentlichen Merkmalen mit dem, bis jetzt nur von Ambon bekannten Tr. minutissimum van Aldew. übereinstimmt.

2. Nimmt man diese Übereinstimmung an, so ist die Diagnose von Tr. minutissimum namentlich dahin richtig zu stellen, daß nur das fertile Blatt einen wirklichen Mittelnerven besitzt (außerdem seitliche Scheinnerven). Das sterile Blatt weist überhaupt nur Scheinnerven auf.

3. Das Rhizom besitzt in den untersuchten Fällen in seinem Zentralzylinder Eine Tracheide.

4. Trotz seines einfachen Baues ist das Blatt noch deutlich dorsiventral. Das spricht sich nicht nur im Bau des Scheinnerven aus, sondern auch darin, daß die auf die Scheinnerven (bzw. im Sporophyll der Nerven) beschränkten blattbürtigen Rhizoiden nur auf der anatotomischen Unterseite entspringen.

5. Die Zwergformen von Trichomanes stellen ebensowenig wie die heterophyllen Arten eine natürliche Gruppe dar, sondern sind als aus Reduktion verschiedener Trichomanes-Gruppen zustande gekommen zu betrachten. Da auch bei Hymenophyllum eine Zwergform bekannt ist, so wird dadurch das wiederholte Auftreten von genotypisch verzwergten Formen weiter erläutert.

6. Die Verzwergung kommt im wesentlichen nicht durch Verminderung der Zellengröße, sondern durch Verminderung der Zellenzahl zustande.

§ 4. Monangische Sori werden für Cheilanthes-Arten nachgewiesen. Sie stellen eine Parallelbildung, bzw. Ähnlichkeit z. B. zu denen von Mohria dar, sind aber zweifelsohne durch Reduktion aus polyangischen zustande gekommen.

Beiläufig wird mitgeteilt, daß der Rückgang eines in (eingekrümmter) Trockenstellung befindlichen Cheilanthes-Blattes auf Quellungsverschiedenheiten der Zellmembranen beruht und auch an abgetöteten Blättern stattfindet.

Bezüglich seiner Auffassung des Zustandekommens der Parallelbildungen bei Farnen verweist der Verf. auf früher Gesagtes [1]).

Für freundliche Unterstützung durch Ausführung von Zeichnungen dankt er Herrn Dr. W. Troll (Fig. 3, 4), Frl. Dr. Ossenbeck (Fig. 11, 12, 13, 14, 15, 16) und Herrn Dr. v. Veh (Fig. 10).

München, im Februar 1930.

1) Ann. du jardin bot. de Buitenzorg. Vol. XXIX, p. 174.

Archegoniatenstudien.

Von K. Goebel.

XX. Farne mit punktierten Blättern.

Mit 7 Abbildungen im Text.

Während bei den Samenpflanzen in den letzten Jahrzehnten alle anatomischen Verhältnisse mit besonderer Vorliebe untersucht wurden, ist dies bei den Farnen eigentlich nur für die Leitungsgewebe und allenfalls für die Spaltöffnungen erfolgt. Zahlreiche Einzelheiten im Bau der Blätter z. B. harren noch der Aufklärung — selbst bei Farnen, die in unseren Gewächshäusern seit langer Zeit anzutreffen sind.

Ein derartiger Fall mag — da er auch zu allgemeinen Fragen Veranlassung gibt — hier kurz besprochen werden: es ist der der punktierten Blätter.

Bei einzelnen Farnen spricht sich diese Eigentümlichkeit schon in der Artbezeichnung aus. Es sei erinnert an Polypodium punctatum L. (P. irioides Poir.), Polyp. multipunctatum u. a.

Eine „Punktierung" kann natürlich auf recht verschiedene Weise zustande kommen. Kleine, nur aus wenigen Sporangien bestehende Sori, Kalkschüppchen, Ansatzstellen von Haaren u. dgl. können eine „Punktierung" ergeben. Diese Vorkommnisse mögen hier, da sie schon oft beschrieben wurden, außer Acht bleiben. Es soll nur ein besonders eigentümlicher Fall von Punktierung besprochen werden. Um was es sich dabei handelt, wird sich aus dem Folgenden ergeben.

1. Polypodium crassifolium.

Im Münchener botanischen Garten befindet sich seit langer Zeit eine stattliche Pflanze von Polypodium crassifolium. Als ich ihre Sorusbildung untersuchen wollte, stieß ich auf eine eigentümliche Erscheinung. Die meisten Blätter zeigten in der Mitte zwischen den stärkeren Seitennerven weiße, etwas in die Länge gezogene Flecke (Fig. 1 *P*), die an

derselben Stelle stehen, an der sich sonst die Sori befinden[1]). Die meisten stehen einzeln, nicht selten sieht man aber auch zwei Flecke sich miteinander vereinigen.

Ich hielt sie zunächst für junge Sori. Aber die Untersuchung ergab, daß keinerlei Sporangienbildung an diesen Stellen nachzuweisen war. An älteren Blättern wurden sie braun und waren offensichtlich abgestorben. Daß sie den Stellen entsprechen, an denen Sori auftreten, ergab die Untersuchung von Herbarexemplaren, die auch zeigten, daß in manchen Fällen die Sori zwischen zwei Seitenrippen nicht ausgebildet waren, und an ihrer Stelle derselbe braune Fleck vorhanden war, wie an älteren Gewächshausblättern. Dabei wurden nur Blätter mit sonst wohl entwickelten Soris untersucht. Es handelt sich also zweifellos um „Plazenten", die keine Sporangien entwickelt hatten. Irgendwelche Ausscheidungen an diesen Stellen waren nicht zu sehen, und mit den bekannten Kalkschüppchen auf der Oberseite der Blätter können sie schon wegen ihrer Lage auf der Unterseite nicht verwechselt werden. Auch die Anwesenheit kleiner Ameisen auf der Blattunterseite kann uns nicht etwa veranlassen, anzunehmen, es könne sich um „foodbodies" handeln. Denn die Ameisen wurden offenbar von den Cocciden angezogen, die die Blattunterseite teilweise besiedelt hatten.

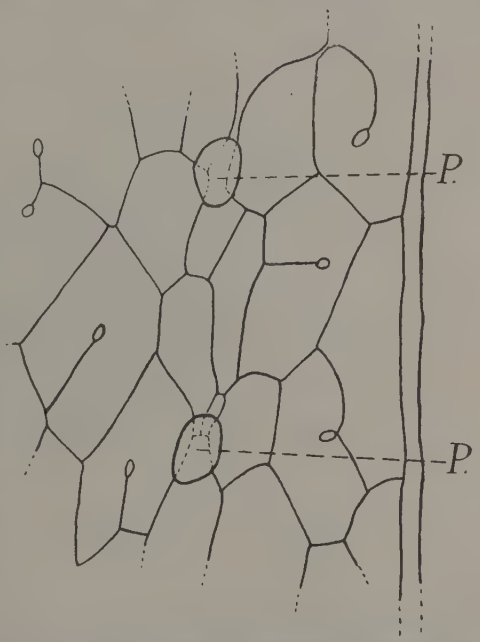


Fig. 1. Polypodium crassifolium. Stück der Flächenansicht eines durchsichtig gemachten Blattes, etwa 7,5× vergr. Rechts ein stärkerer Blattnerv, links ein Stück der Nervatur. *P* Prosori. Die freien Nervenenden bilden auf der Blattoberseite Hydathoden.

1) Mettenius (Filices horti bot. Lipsiensis), p. 37: „Sori inter costas secundarias uniseriati dorso nervulorum vel angulo macularum impositi". Wie weit das zutrifft, wird unten zu erörtern sein.

Gegen eine solche Annahme würde auch die Beschaffenheit der Inhaltsstoffe der weißen Flecke sprechen. Diese mögen, weil sie der Sporangienbildung vorausgehen, als „Prosori“ bezeichnet werden. Von der Fläche betrachtet unterscheiden sich die Prosori durch ihre kleineren, inhaltsreichen Zellen von den übrigen Epidermiszellen, sie sind aber nicht wie die von P. punctatum (Fig. 2) in eine Vertiefung eingesenkt. Der Längsschnitt zeigt, daß zu dem Prosorus ein Nervenast verläuft, der sich an seinem Ende erweitert und so den Prosorus bildet. Die Epidermiszellen des Prosorus sind dünnwandiger als die übrigen und,

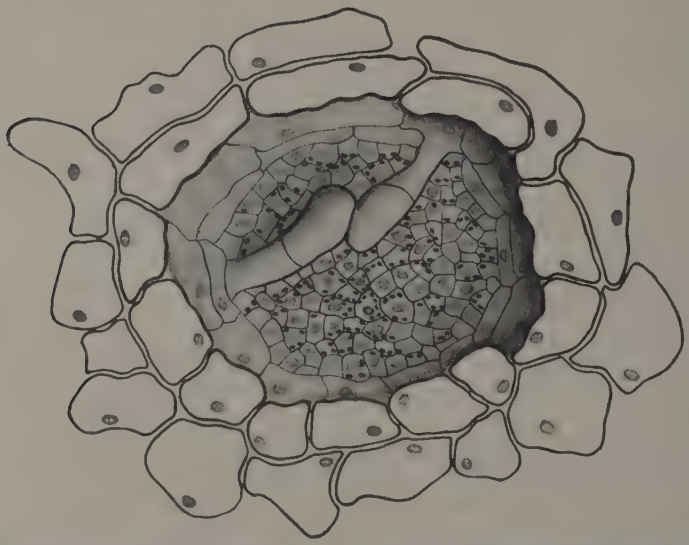


Fig. 2. Oberansicht eines Prosorus von Polypodium punctatum, etwa 250 mal vergr. Der Prosorus liegt in einer Vertiefung der Blattfläche, seine Oberflächenzellen unterscheiden sich von der Epidermis bedeutend. Zwei Drüsenhaare entspringen am Rande des Prosorus.

wie schon erwähnt, von diesen auch durch ihren dichten Inhalt unterschieden. Auch die Parenchymzellen, die neben erweiterten Tracheiden die Zellkörper des Prosorus bilden (der nach dem umgebenden Blattgewebe hin durch eine Endodermis abgegrenzt ist), sind reich an Reservestoffen: Stärke, Fett und wohl auch Eiweiß.

Daß diese Reservestoffe eigentlich zur Sorusbildung „bestimmt“ waren, kann keinem Zweifel unterliegen. Es haben ja die Sori dieselbe Stelle wie die Prosori. Aber sie stehen nur scheinbar so, wie Mettenius u. a. es angaben — in Wirklichkeit stets an der Spitze eines kurzen Nervenastes, wenn man diesen nicht etwa schon zum

Prosorus rechnen will. Es mag mit der Dicke der Blätter in Beziehung stehen, daß von der Vereinigung meist dreier Nerven ein nach der Unterseite hingerichteter Nervenast ausgeht, an dessen Spitze dann der Sorus steht. Da dieser Nervenast nur kurz ist, konnte er leicht der Beobachtung entgehen.

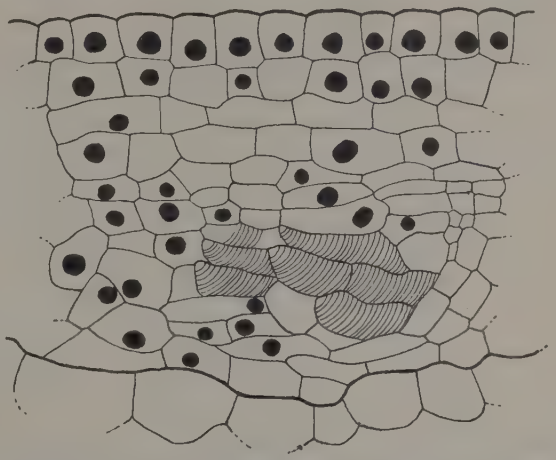


Fig. 3. Polypodium crassifolium. Schnitt durch einen Prosorus. Die Inhaltsstoffe der Parenchymzellen sind nicht gezeichnet, etwa 275× vergr.

Daß Polypodium crassifolium in unserem Gewächshaus zur Zeit der Untersuchung keine Sporangien bildete, ist offenbar seiner zu lichtarmen Kultur zuzuschreiben. Es liegt also nicht etwa eine Rasse vor, die steril bleibt. Im Herbar liegen fruktifizierende Blätter vor, die vor 15 Jahren wohl derselben Pflanze entnommen waren. Ihrem starren dichten Blattbau nach ist diese Art starker Belichtung angepaßt. Die, welche sie in der Kultur erhielt, reichte zwar aus, um die Reservestoffe in den Plazenten anzuhäufen, nicht aber zur Sporangienbildung. Ob diese letztere von qualitativen oder quantitativen Reizen abhängt, läßt sich natürlich nur experimentell erforschen. Das Interesse des Falles liegt darin, daß zwei Vorgänge, die sonst regelmäßig miteinander verbunden sind, Plazenten-

Fig. 4. Polypodium crassifolium. Querschnitt durch eine Hydathode, etwa 180× vergr.

bildung und Sporangienbildung, hier getrennt auftreten. Sonst sprossen aus den Plazenten (die dem Prosorus gegenüber sich aber noch vergrößern) sofort Sporangien hervor. Hier werden unter den angeführten Bedingungen zwar die ersteren angelegt und ausgestattet, die Bildung der letzteren aber unterbleibt.

Die Prosori sind erheblich kleiner als die Sori. Während die letzteren einen Durchmesser von 5 mm erreichen können, beträgt dieser bei den Prosoris nur etwa 1 mm. Die gestielten Sporangien nehmen also einen größeren Raum in Anspruch.

Wir haben also dreierlei Stufen der Organbildung:

1. Ganz sterile Blätter (ohne Prosori).
2. Blätter mit Prosoris.
3. Blätter mit fertilen Plazenten — zwei und drei können, wie oben bemerkt, zusammen auftreten.

2. Daß auch noch andere Farne sich ähnlich verhalten, zeigt zunächst Polyp. punctatum (P. irioides Poir.). Ihren Artnamen hat diese Pflanze von den zahlreichen, auf der Unterseite befindlichen vertieften Punkten, die man bei oberflächlicher Betrachtung für Hydathoden halten könnte, die aber ebenfalls Prosori sind, während Hydathoden, wie üblich, nur auf der Blattoberseite auftreten.

Die Prosori haben am trockenen Blatt außen einen grünen Rand und sind innen heller.

Von außen betrachtet (Fig. 2), stellen sie eine rundliche Gruppe kleiner dünnwandiger, inhaltsreicher Zellen dar, unter denen man bei durchsichtig gemachten Präparaten ein Tracheidennest durchscheinen sieht. Vielfach stehen am Rande der Grube noch ein bis zwei Haare, wie sie am Blatte auch sonst vorkommen. Abgesehen von ihrer geringeren Größe stimmen sie aber im Bau mit dem der Prosori von P. crassifolium überein (Fig. 5). Zwar wird von Christ[1]) z. B. Polyp. irioides in eine andere Sektion der Sammelgattung Polypodium gestellt, als P. crassifolium (letzteres zur Sektion Anaxetum, ersteres zu Microsorium). Aber das Verhalten der Prosori stimmt doch bei beiden im wesentlichen überein — ebenso die Nervatur. Ich kann wenigstens zwischen der „N. Anaxeti“ bei P. crassifolium und der von P. irioides keinen wesentlichen Unterschied finden.

Auch bei P. irioides verlaufen die Hauptnerven annähernd in der Mitte des fleischigen Blattes. Die Prosori sind entweder die Enden

1) H. Christ, Die Farnkräuter der Erde, S. 101. Beddome, Diels u. a. stellen die Art zu Pleopeltis. Jedenfalls ist sie mit Pr. crassifolium verwandt. Die Prosori habe ich nirgends erwähnt gefunden.

von Nervenästen, die sich nach der Unterseite hin wenden und dort in der üblichen Weise anschwellen oder sie stellen die Enden langer freier

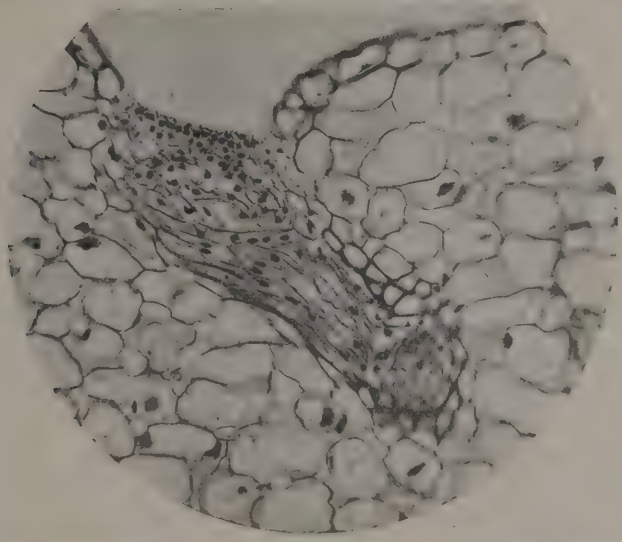


Fig. 5. Mikrophotographie eines Blattquerschnittes von Polypodium punctatum. Man sieht von dem quergetroffenen Blattnerven einen Ast nach der Vertiefung, in welcher der Prosorus liegt, hin abgehen.

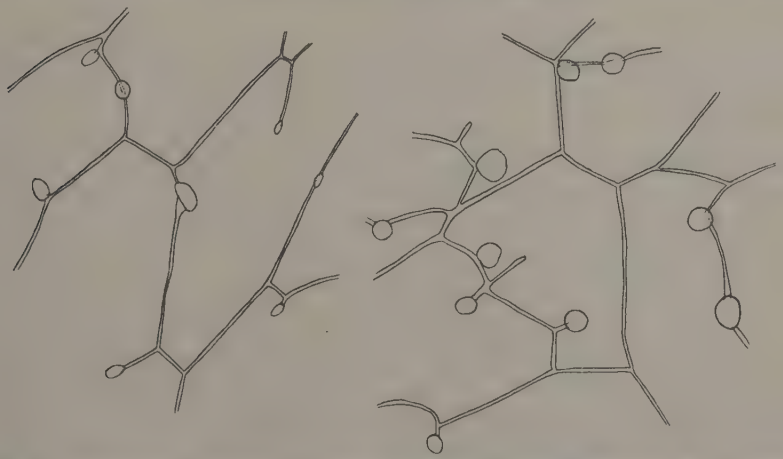


Fig. 6. Polypodium punctatum. Links Stück eines sterilen Blattes von der Unterseite, rechts Stück eines fertilen, 10× vergr.

Nervenäste dar (Fig. 6). Daß es sich um Nervenenden handelt (ebenso wie — nach meiner Auffassung — bei den Gruppen erweiterter Tracheiden,

wie man sie in den Plazenten der Farne vielfach findet), ergibt sich auch daraus, daß sie von derselben charakteristischen Scheide (mit nach dem Nerven hin verdickten und farblosen Zellmembranen) umgeben sind, wie die anderen Nerven.

Bei Eintritt längerer Tage ging eine Gewächshauspflanze zur Sorusbildung über. Dabei zeigte sich, daß — wie zu erwarten — die Sori an Stelle der Prosori auftraten. — Mehrfach bildeten sich am Außenrand solcher Prosori, die innen schon braun geworden waren, noch Sporangien.

Aufnahme von Lösungen durch die Prosori ließ sich weder mit Lithiumlösung noch mit Kaliumnitrat nachweisen.

4. Polypodium angustifolium.

Die Prosori traten mit bloßem Auge eben noch sichtbar mit einem dunkler grünen (etwas erhabenen) Rand umgebenen Flecke hervor. Von den in der Flächenansicht annähernd kreisrunden Hydathoden der Oberseite unterscheiden sie sich durch bedeutendem Umfang und mehr längsgestreckte Gestalt. Im übrigen liegen die Verhältnisse ganz ähnlich wie bei P. Phyllitidis, nur daß bei P. angustifolium normal nur ein Blattnerv in den freien Raum einer Blattmasche eintritt.

5. Polypodium platyphyllum.

Diese von mir bei Fort de Kock, Sumatras Westküste, 1925 gesammelte, nach Christ[1]), „das P. crassifolium in S.-Asien vertretende Pflanze", sei nur kurz erwähnt: Prosori an ganz sterilen Blättern traf ich nicht an, wohl aber einzelne im unteren Teil fertiler Blätter, wo ihre Bedeutung als Hemmungsbildungen deutlich hervortritt. Die Kalktüpfel auf der Blattoberseite sind bei dieser Art besonders stark und zahlreich ausgebildet — man sieht ohne weiteres, daß sie in viel größerer Zahl auftreten, als die Sori der Unterseite. Ihr Verhalten weicht also ab z. B. von dem, das unten für Polyp. Phyllitidis anzuführen sein wird.

6. Etwas weniger auffallend als bei den vorstehend erwähnten Arten sind die Prosori bei Polypodium Phyllitidis (Fig. 7).

Betrachtet man ein durchsichtig gemachtes Blatt von der Unterseite, so sieht man auf den freien Nervenenden in den Blattnervenmaschen zwei Punkte; annähernd in der Mitte dieser Nervenenden den Prosorus (Fig. 7 *P*) und am Ende — auf der Blattoberseite — die Hydrathode *H*.

---

1) Farnkräuter der Erde, S. 106. In Sumatra scheint dieser Farn bis jetzt nicht gesammelt worden zu sein.

Aber es liegt nicht ein einheitlicher Nervenast vor, der den Prosorus dorsal trägt, sondern ein verzweigter.

In einer ganz sterilen Nervenmasche fehlt der Prosorus, es ist nur der mit der Hydathode endigende vorhanden. Der Prosorus (und eventuell der Sorus) liegt also am Ende eines kurzen Seitenastes des Hydathoden-Nerven (Fig. 7, unten).

Das tritt auch im fertigen Zustand (die Entwicklungsgeschichte wurde nicht untersucht) dadurch hervor, daß die beiden Nerven (der mit *P* und der mit *H* endigende) nicht, wie es zunächst aussieht, beide in der Ebene der Blattfläche liegen. Vielmehr liegt *P* auf der Blattunterseite, *H* auf der Blattoberseite. Der Unterschied gegenüber der Nervenversorgung der Prosori ist gegenüber P. crassifolium und P. punctatum also kein so großer, als es zunächst erscheinen könnte.

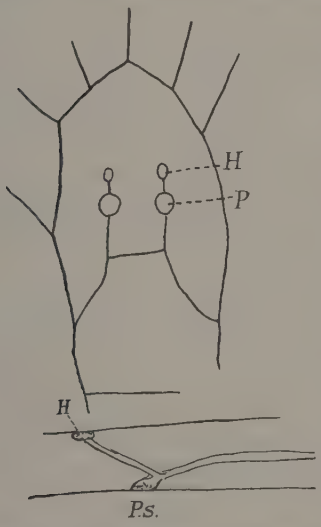


Fig. 7. Polypodium Phyllitidis. Oben Blattteil schwach vergr., in Flächenansicht. *P* Prosorus, *H* Hydathode. Unten Längsschnitt. *Ps* Prosorus.

Die hier vorgetragene Auffassung weicht ab von der der Farnsystematiker[1]). Nach dieser sollen, innerhalb der Nervenmaschen „zwei bis mehr (seltener nur eine) blinde oder terminal die Sori tragenden Äderchen" vorhanden sein. Dabei ist offenbar der Unterschied zwischen den Hydathoden- und den fertilen Nerven verkannt. Dieser geht aber hier schon daraus hervor, daß die „blind endigenden" Nerven bei P. Phyllitidis sich der Blattober-, die fertilen sich der Blattunterseite zuwenden.

7. Mit P. Phyllitidis stimmt im Wesentlichen überein P. multipunctatum, von der ich nur Herbarpflanzen untersuchen konnte.

Auf den Blättern befinden sich zweierlei Punkte, von denen die einen, durch Kalkschüppchen bedingten, den Artnamen veranlaßt haben. Auf der Unterseite treten an sterilen Blattstellen die Prosori als größere, braune Punkte hervor.

Sie sind fast immer mit zahlreichen feinwarzigen Auswüchsen bedeckt, deren Wände und Zellinhaltsreste teilweise (wahrscheinlich durch

1) Vgl. z. B. Christ, Die Farnkräuter der Erde, S. 96: Diels, Nat. Pflanzenfam. I, 4, S. 314.

„Gerbstoff") braun gefärbt sind. Diese haarartigen Auswüchse sind teils Stiele verkümmerter bzw. abgebrochener Sporangien (man trifft solche verkümmerten Sporangien auch noch an), teils Paraphysen. Wir dürfen also die blattunterständigen Punkte als verkümmerte Sori betrachten — nur war im Unterschied zu den oben besprochenen Fällen hier die Hemmung der Sorusbildung keine so weitgehende — es kam wenigstens zur Anlegung von Sporangien. Auch hier fragt es sich natürlich, wodurch die Hemmung in der Sorusentwicklung zustande kam.

Ohne Zweifel werden sich auch bei anderen als den angeführten Arten Prosori nachweisen lassen.

Indes mögen die angeführten Beispiele genügen.

Es ist gewiß kein Zufall, daß die aufgezählten Polypodium-Arten fast alle fleischige Blätter besitzen, wie wir sie ja bei epiphytischen, außerhalb der feuchten Bergregion wachsenden Formen nicht selten antreffen.

An den Nachweis, daß es sich bei den „Punkten" der genannten Polypodium-Arten in den typischen Fällen um „Prosori" handelt, knüpfen sich weitere Fragen:

1. Treten die „Prosori" auch im normalen Entwicklungsgang der angeführten Polypodium-Arten auf oder nur unter den abnormen Bedingungen der Gewächshauskultur?

2. Sind die Prosori z. B. von Polyp. crassifolium, punctatum, Phyllitidis imstande, dann, wenn die äußeren Bedingungen für die Sporangienbildung sich günstiger gestalten, auch am ausgewachsenen Blatte noch Sporangien zu entwickeln, oder haben sie die Fähigkeit dazu verloren?

3. Können die Reservestoffe, die in ihnen abgelagert werden und für die Sori „bestimmt" sind, bei deren Ausbleiben anderwärts verwendet werden?

4. Können die Prosori für andere Funktionen als die der Sorusbildung verwendet werden? Wenn man die zahlreichen, vertieft liegenden Prosori von Polyp. punctatum (Fig. 2) ansieht, könnte man vermuten, daß sie für die Aufnahme von Wasser verwendet werden können. Es ist ja klar, daß das Zustandekommen der Prosori als Hemmungsbildungen die Übernahme einer andern Funktion nicht auszuschließen braucht.

Diese Fragen sind derzeit nur teilweise zu beantworten.

Für die erste wäre eine Untersuchung an den Standorten erforderlich. Herbarexemplare sind schon deshalb nicht sehr geeignet, weil die Sammler mit Soris besetzte Blätter zu bevorzugen pflegen. Und wenn ein mit Prosoris versehenes Blatt im Herbar liegt, so kann man ja nicht wissen, ob diese sich später noch weiter entwickelt hätten.

Indes liegt kein Grund vor, weshalb Prosori nicht auch bei wildwachsenden Pflanzen auftreten sollten.

So fanden sich denn solche an einem im Orgelgebirge (Brasilien) gesammelten Blatte von Polypodium crassifolium, das auf der einen Blatthälfte junge Sori, auf der andern fast nur Prosori aufwies. Ob diese später etwa noch zu Soris sich weiter entwickelt hätten, steht dahin.

Ebenso waren auch in Westindien gesammelte Exemplare derselben Art mit Prosoris versehen. Immerhin werden sie wohl am natürlichen Standort weniger häufiger auftreten, als unter den abnormen Bedingungen der Gewächshauskultur.

2. Daß die Prosori, unter günstigere Bedingungen gebracht, noch sich zu Soris weiter entwickeln können, läßt sich durch einen einfachen Versuch nachweisen.

Am 11. Nov. wurde eine kräftige Pflanze von Polyp. crassifolium, die besonders bezeichnete Blätter mit Prosoris, aber ohne alle Sori besaß, am Dach des unbeschatteten Glashauses aufgehängt, um sie möglichst stark zu belichten.

Als am 7. Febr. eines der bezeichneten Blätter untersucht wurde, ergab sich, daß es 554 Sori gebildet hatte — darunter eine Anzahl Doppelsori. 154 Prosori waren als braune Flecken sichtbar — sie hatten keine Sori hervorgebracht und würden dies wohl auch bei weiterer Versuchsdauer nicht getan haben. Daß die Prosori auch nach längerer Pause noch Sporangien bilden können, ist also nachgewiesen, und die für P. punctatum angeführte Beobachtung zeigt dasselbe. Wie lange sie diese Fähigkeit behalten, ist damit nicht gesagt — es ist das eine Frage, die mich nicht weiter anzog.

Es scheint mir damit auch bewiesen, daß die Hemmung in der Weiterentwicklung der Prosori, welche oben für einige Polypodium-Arten angegeben wurde, durch das zu starke „Schattieren" der Gärtner bedingt war. Die den Pflanzen zur Verfügung stehende Lichtintensität genügt zwar, um (bei den Blättern, welche dazu geeignet waren) die Bildung der Prosori zu veranlassen, nicht aber deren Weiterentwicklung zu Soris.

Polyp. crassifolium gehört, wie wohl alle Polypodium-Arten, zu den akroton Sporangien bildenden [1]). Demgemäß waren im unteren Drittel des Blattes keine Prosori und natürlich später keine Sori vorhanden, während die Hydathoden auch im unteren Blatteil ausgebildet sind.

3. Die dritte Frage wurde nicht näher untersucht. Sie wird sich auch nicht leicht eindeutig beantworten lassen. Wenn, wie anzunehmen

1) Organographie, 3. Aufl., S. 1241.

ist, in älteren Blättern die Reservestoffe aus den Prosoris verschwunden sind, wird sich nicht ohne weiteres entscheiden lassen, ob sie abgewandert oder an Ort und Stelle verbraucht sind (die Kohlenhydrate z. B. bei der Atmung). Man wird wohl die erstere Annahme für die wahrscheinlichere halten.

4. Die Frage nach einer etwaigen Funktion der Prosori, welche sich nicht zu Soris weiter entwickeln, ist oben verneinend beantwortet.

Die Ähnlichkeit im Bau der Prosori und der Hydathoden (vgl. Fig. 3 und 4) könnte vielleicht dazu verleiten, die letzteren von ersteren als „dauernd steril gewordene Prosori" abzuleiten. Ich glaube nicht, daß das berechtigt wäre. Es handelt sich meiner Auffassung nach nur um analoge, nicht um homologe Bildungen — beide sind ja auch durch ihre Lage verschieden.

Ich möchte bei dieser Gelegenheit darauf hinweisen, daß wir über die Tätigkeit der bei den Farnen so weitverbreiteten Hydathoden eigentlich noch sehr wenig wissen. Gewiß, sie scheiden Wasser oder vielmehr Lösungen aus. Aber tun sie das während des ganzen Lebens eines Blattes oder nur zu bestimmten Zeiten? Es scheint mir auf diese Verschiedenheit nicht genug geachtet worden zu sein. Es gibt bei anderen Pflanzen Hydathoden, die während der ganzen aktiven Lebensdauer des Blattes, dem sie angehören, in Tätigkeit sind, so z. B. die der Rhinanthaceen. Aber es kann diese Tätigkeit auch eine zeitlich eng begrenzte sein.

Der Verf. hat für Hymenolepis spicata angegeben[1]), daß er Tropfenausscheidung nur bei jungen Blättern beobachten konnte. Dasselbe gilt auch z. B. für Polypodium aureum und angustifolium — beides Farne, die mit Kalkschüppchen auf der Oberseite versehen sind. Selbst im „Schwitzkasten" — also in hoher Temperatur und bei fast wasserdampfgesättigter Atmosphäre — konnte eine Wasserausscheidung an älteren Blättern weder aus den Hydathoden, noch aus den Prosoris beobachtet werden (natürlich darf man sich nicht durch Kondenswasser-Niederschläge täuschen lassen). An jungen in der Entfaltung begriffenen oder eben entfalteten Blättern dagegen war eine reichliche Wasserausscheidung sichtbar. Eine Untersuchung der Transpirationsverhältnisse dieser Blätter würde wohl ergeben, daß sie eine relativ geringere ist, als die der älteren Blätter. Ebenso zeichneten sich die Primärblätter von P. aureum durch reichliche Wasserausscheidung im Schwitzkasten aus und auch bei anderen

1) Morphol. und biolog. Studien IX. Ann. du jard. bot. de Buitenzorg. Vol. XXXVI, p. 110. Dasselbe war auch im „Schwitzkasten" zu beobachten, in welchem die Wasserausscheidung junger Blätter eine recht ausgiebige war.

Farnen, selbst solchen, die keine Nerven-Hydathoden besaßen, war dies der Fall. Es kann bei den Farnen anscheinend also Wasserausscheidung durch den Blattrand, Haare u. dgl. stattfinden.

Ich möchte also annehmen, daß die Hydathoden ebenso wie die Nektarien der Farnblätter[1]) und die Schleimabsonderung der Schleimfarne eben nur bei der Entfaltung funktionieren, wo sie an Stelle der Transpiration treten. Wenn ich vermutungsweise für die Hydathoden (a. a. O. S. 132)[2]) auch im entfalteten Zustand des Blattes eine Funktion als möglich angenommen habe, so liegt dafür doch zur Zeit keinerlei Begründung vor. Ebensowenig ist eine Wasseraufnahme durch die Hydathoden bis jetzt nachgewiesen.

Er scheint demnach, daß man zweierlei Hydathoden unterscheiden kann: Entfaltungshydathoden und solche des fertigen Blattes. Natürlich werden auch sie mit fortschreitendem Alter die Fähigkeit der Wasserausscheidung allmählich verlieren. Daß dabei nur solche Hydathoden verglichen werden dürfen, die denselben äußeren Einflüssen ausgesetzt sind, ist selbstverständlich. Dasselbe gilt auch z. B. für die Schleimabsonderung der Schleimfarne. Kräftige aus Tjibodas mitgebrachte Stöcke von Dryopteris callosa zeigten bei Gewächshauskultur eine gegenüber der am natürlichen Standort auftretenden recht kümmerliche Schleimbildung. Das dürfte wohl wesentlich der geringeren Luftfeuchtigkeit der Gewächshäuser und vielleicht auch einer verminderten Wasseraufnahme aus dem Boden zuzuschreiben sein.

Zusammenfassung.

1. Bei einigen Polypodium-Arten mit einfachen, verhältnismäßig dicken fleischigen oder lederigen Blättern (P. crassifolium, punctatum, angustifolium, Phyllitidis) tritt unter bestimmten Bedingungen eine „Punktierung“ der Unterseite auf, die nicht zu verwechseln ist mit dem Auftreten von „Hydathoden“ bzw. Kalkschuppen auf der Oberseite.

2. Diese „Punkte“ sind Prosori, d. h. sie bezeichnen die Stellen, an denen bei günstigen Bedingungen die Sori auftreten. Sie stellen Gewebestellen dar, in denen sowohl die Epidermis als die darunterliegenden Gewebe eigenartig ausgebildet sind. Die Epidermiszellen sind kleiner und dünnwandiger als die sonstigen Epidermiszellen und diese mit Protoplasma und Reservestoffe angefüllt. Die Tracheiden erfahren eine erhebliche Erweiterung. Die Tracheidenerweiterung stellt das Ende eines nach der Blattunterseite verlaufenden Nervenastes dar.

1) a. a. O. S. 92, ferner Archegoniatenstudien XIII. Ibid. Vol. XXXIX, S. 131 ff.
2) Vgl. auch Vol. XXXVI, S. 110.

3. Prosori finden sich zwar (wenngleich in geringerer Zahl) auch an im Freien gesammelten Exemplaren der untersuchten Polypodium-Arten. Aber ihr massenhaftes Auftreten ist doch offenbar auf Gewächshauspflanzen beschränkt. Es zeigt, daß die Bedingungen für das Auftreten der Prosori von denen für ihre Weiterentwicklung zu Soris verschieden sind[1]).

Die Prosori haben bei einigen der besprochenen Farne eine gewisse Ähnlichkeit mit Hydathoden. Doch unterscheiden sie sich von diesen schon durch ihre Lage auf der Unterseite.

Daß gerade an Pflanzen, die wie die epiphytischen Farne mit derben, fleischigen Blättern die starker Lichtintensität angepaßt sind, leicht durch vieles Schattieren eine Hemmung der Sorisbildung eintreten kann, ist leicht verständlich.

4. Fast alle die bis jetzt näher untersuchten Nerven-Hydathoden der Farnblätter schieden Lösungen nur bei oder kurz nach der Entfaltung aus, sie sind „Entfaltungshydathoden." Sie schließen sich also anderen wie bei der Entfaltung tätigen Einrichtungen an. Dahin gehören Schleimbildung bei den Schleimfarnen, Nektarien, Aerophore, wohl auch die „Drüsenhaare" (mit nicht näher bekannten Sekreten), die man bei vielen jungen Farnblättern findet.

5. Eine Funktion der Prosori ist dagegen bis jetzt nicht bekannt. Sie sind, so weit wir es derzeit beurteilen können, einfache Hemmungsbildungen. Ihr Auftreten weist darauf hin, daß die einzelnen Entwicklungsstadien der Sorusentwicklung von ungleichen äußeren Bedingungen abhängig sind. Die für das Auftreten der Prosori gerade ausreichenden Bedingungen genügen nicht, um deren Weiterentwicklung zu Soris zu veranlassen. Es gelang aber diese durch stärkere Belichtung herbeizuführen.

Bei dem Auftreten der Prosori handelt es sich offenbar nicht um eine unmittelbare Beeinflussung des Blattes, an dem sie auftreten, durch Außeneinwirkungen, sondern ein durch andere Teile der Pflanze vermittelte. Das ist schon daraus zu schließen, daß zur Ausbildung der Prosori z. B. bei Polypodium Phyllitidis das Auftreten besonderer Nervenäste erforderlich ist, die nur in der ersten Jugend des Blattes angelegt werden können.

München, Februar 1930.

Die Abbildungen sind größtenteils von Frl. Dr. Ossenbeck gezeichnet.

---

1) Die botanischen Gärten (in denen eine größere Anzahl von Polypodium-Arten (vielfach unter unrichtigen Namen) kultiviert werden) haben somit unbewußt einen ganz interessanten Versuch gemacht.

Die Entwicklung der Keimpflanzen von Marchantia polymorpha L. und Plagiochasma rupestre (Forster) Stephani.

Von **Friedrich Menge**, Rosenfeld (Wttbg.)

Mit 7 Abbildungen im Text und Tafel III—VII.

Inhaltsübersicht.

	Seite
A. Historische Einleitung	423—427
B. Methodik	427—432
Gewinnung und Aufbewahrung der Sporen	427
Herstellung der Nährböden	427—429
Sporenaussaat	429
Behandlung der Kulturen	429—430
Mikroskopische Beobachtung	430—431
Fixierung und Färbung	431
Herstellung der Abbildungen	431—432
C. Eigene Untersuchungen	432—474
I. Marchantia polymorpha L.	432—453
a) Die Sporen und ihre ersten Keimstadien	432—433
b) Thallusentwicklung	433—453
1. Schilderung der Entwicklung mehrerer Keimlinge	433—449
2. Wanderung der Randpunkte des Thallus	449—451
3. Zellbau und Zelldifferenzierung	451
4. Räumliche Verhältnisse	451—453
II. Plagiochasma rupestre (Forster) Stephani	453—474
a) Die Sporen und ihre ersten Keimstadien	453—455
b) Die Thallusentwicklung	455
1. Schilderung der Entwicklung mehrerer Keimlinge	455—471
2. Wanderung der Randpunkte des Thallus	471
3. Räumliche Verhältnisse	471—474
D. Zusammenfassung	474—475
E. Literaturverzeichnis	475—476
F. Tafelerklärung	477—478

A. Historische Einleitung.

Die Keimung der Marchantiaceensporen ist so oft beobachtet und beschrieben worden, daß ich einen kurzen Überblick über die wichtigsten Untersuchungen vorausschicken möchte.

Der erste, der sich mit ihr schon 1835 beschäftigte, war Mirbel[1]). Er kam schon auf den Gedanken, sie auf einem durchsichtigen Medium

1) Mirbel, M. 1835, s. Näheres bei der im Anhang zit. Lit.

zu beobachten. Seine Versuche, sie auf Glasplatten zu studieren, scheiterten daran, daß die Keimlinge sehr rasch wuchernden Pilzen zum Opfer fielen. Er beschreibt den Keimungsvorgang folgendermaßen (Übersetzung von v. Flotow in Nees v. Esenbecks Naturgeschichte der europäischen Lebermoose, Bd. 4):

„Die Sporen dehnten sich 4 Tage nach der Aussaat bis zu einem Umfange aus, wo ihr Durchmesser das Dreifache der natürlichen Größe erreicht hatte. Die gelben Kügelchen hatten eine grüne Farbe angenommen. Bei allen Keimlingen brachte jede Spore eine Röhre hervor. Aus dieser ersten Zelle oder ersten Röhre entstand eine zweite Zelle, dann eine dritte und vierte und diese erzeugten wieder Röhren. Diese Entwicklung der Zellen und Röhren gab den verschiedenen Individuen das Aussehen knotiger, zuweilen verästelter Schnüre. Aber die Anzahl, die Dicke der Zellen, der Zwischenraum, der sie trennte, änderten vielfältig ab, ebenso die Zahl, Länge, Austrittspunkt der Röhren dergestalt, daß jedes Individuum von allen übrigen verschieden war und sich unter unregelmäßiger, mehr oder minder seltsamer Gestalt darstellte." Theoretische Deutungen, die später immer wieder, wenn sie wechselten, Anlaß zu Meinungsverschiedenheiten gaben, fehlen bei Mirbel noch vollkommen.

Rund 20 Jahre später beschreibt Grönland die Keimung der Marchantiasporen. Die Schilderung ist hier etwas eingehender. Grönland beobachtet, daß sich aus der vergrößerten, ergrünten Spore zuerst eine chlorophyllfreie Vorwölbung durch eine Wand abgespaltet und zum Rhizoid auswächst. Wenig später habe sich dann auch ein mehrzelliger Keimschlauch gebildet, indem sich Querwände eingeschoben hätten. Die junge Pflanze zögert nicht, schreibt Grönland, Rhizoiden auf der Ventralseite auszubilden, und, indem sie sich ausdehnt, bekommt sie abgeplattete Form. Grönland betont bei anderen Formen, z. B. Preissia den Unterschied zwischen Vorkeim und Pflanze.

Wesentlich weiter führten die Untersuchungen Leitgebs in den 70er und 80er Jahren des vorigen Jahrhunderts. Vor allem ist die Arbeit über „die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte" (1876) zu nennen. Hier wird versucht, allgemein gültige Entwicklungsgesetze festzustellen. Aus der kugelig angeschwollenen Endzelle des mehr oder weniger langen Keimschlauchs entwickelt sich nach Leitgeb die Keimscheibe, die der oberen Hälfte der Endzelle entspricht und durch drei Wände in die Quadranten zerlegt wird, also eine Zellfläche darstellt, die senkrecht auf dem Keimschlauch steht. Diese Zellfläche soll dem Protonema der Laubmoose homolog sein. Aus einer der Quadrantenzellen geht dann durch Wachstum mit zweischneidiger

Scheitelzelle der Thallus, d. h. die eigentliche Pflanze hervor. In seinem großen Werk „Untersuchungen über Lebermoose“ (Bd. 6, 1882) hat Leitgeb die Sporenkeimung von Marchantia nur kurz angeführt. Er schreibt: „Bezüglich der schon vielfach studierten Keimung sei nur erwähnt, daß bei aller Mannigfaltigkeit in der Ausbildung der ersten Stadien dann doch immer endlich an der Spitze eines gegliederten Zellfadens eine Zellfläche sich ausbildet, die an ihrem Scheitelrand eine zweischneidige Scheitelzelle erkennen läßt.“

Während Hansel als Schüler Leitgebs in seiner Arbeit über die Keimung von Preissia commutata (1876) ganz streng sich an die Leitgebsche Terminologie hält und an seinem Objekt auch den Beweis für die Richtigkeit dieser Anschauung erbringt, finden wir bei Goebel wenige Jahre später andere Ansichten vertreten. Auch er hat die Keimung von Preissia commutata beobachtet, findet auch einen mehr oder weniger langen Keimschlauch, gegen den sich die die Quadrantenteilung zeigenden, plasmareichen Endzellen als Keimscheibe absetzen. Goebel betont, daß die Keimscheibe nicht scharf von der Pflanze geschieden werden kann. Er homologisiert so, daß er den Zellfaden mit dem Protonema der Laubmoose gleichsetzt. Die Keimscheibe und den sich aus ihr durch Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle entwickelnden Thallus bezeichnet er als Jugendform der Pflanze, die man bei schwacher Beleuchtung ins Zellfadenstadium zurückverwandeln könne. Erst wenn das „Folgestadium“ erreicht ist, d. h. wenn an die Stelle der Scheitelzelle eine Scheitelkante getreten ist, ist diese Umwandlung nicht mehr möglich. Diese Ansicht vertritt auch Bergdolt in seiner Arbeit über Cleveiden (1926, S. 51). Goebel hat die Keimung von Marchantia nicht selbst beobachtet, sondern benützt die Figuren, die Kny in seinen botanischen Wandtafeln veröffentlicht hat und sagt nur, daß die Keimscheibe bei Marchantia nicht deutlich hervortrete.

Nach Leitgebs Zeichnungen von Marchantia-Keimlingen sind es die von Kny (Erläuterungen zu den botanischen Wandtafeln 1890), die den klarsten Einblick in das Wachstum gestatten. Nach seiner Beschreibung wird die Exine so stark gedehnt, daß sie schließlich zerreißt, worauf die Intine ein Rhizoid und dann einen Keimschlauch vorschiebt. Während bei anderen Marchantiaceen die Quadranten gebildet werden, beginne hier sofort eine zweischneidige Scheitelzelle Segmente abzugeben, schreibt er dort. Kny dehnt den Begriff der Keimscheibe weiter aus als Goebel und faßt den Teil des Keimlings, der mit zweischneidiger Scheitelzelle wächst, noch als Keimscheibe auf. Wo bei ihm die Keimscheibe in die junge Pflanze übergeht, ist nicht recht deutlich. Leitgeb

und Kny haben am jungen Thallus Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle sicher festgestellt.

Als letzte, neueste Arbeit über die Sporenkeimung von Marchantia polymorpha nenne ich die von Sister O'Hanlon (1926). Die Verfasserin beschreibt sie etwa folgendermaßen:

Sie erfolgt unmittelbar nach der Aussaat der Spore und beginnt mit der Vergrößerung ihres Durchmessers auf das Doppelte. Während die Spore grün wird, erscheint ein Rhizoid. Seltener werden zwei gebildet. Die Keimlingsform ist teils von äußeren, teils von inneren Bedingungen abhängig.

Miss O'Hanlon kommt auf Grund ihrer Beobachtungen zu den Schluß, daß man kaum ein Entwicklungsgesetz finden könne. Nur an einigen Keimpflanzen hat sie eine Endzelle beobachtet, die der Form nach eine Scheitelzelle sein könnte. Leitgebs Ansichten vom Scheitelwachtstum der Marchantiakeimpflanzen hält sie nicht für ausreichend begründet.

Zur Klärung der vielumstrittenen Fragen beizutragen, ist der Zweck dieser Arbeit. Wie schon Döpp (1927), Gerhardt (1927), Waldmann (1928) genau die Entwicklung verschiedener Farnprothallien und Jung (1927) außerdem die Sporenkeimung von Mezgeria dadurch untersucht hatten, daß sie ein und dasselbe Objekt auf durchsichtigem Medium in seinem Wachstum verfolgten, so ist es auch mit Marchantia geschehen.

Noch eine andere Art, Plagiochasma rupestre (F.) St., unterzog ich dieser Art von Untersuchung. Die Keimung dieser Marchantiacee ist lange nicht in dem Maße studiert worden, wie die von Marchantia. Die einzige ausführlichere Beschreibung fand ich in einer Arbeit von Schostakowitsch über „die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei Lebermoosen" aus dem Jahre 1894. Der Verfasser hat die Keimung von Plagiochasma Aitoni beobachtet und beschreibt sie folgendermaßen:

„Die Sporen, denen von Preissia an Größe und Gestalt ähnlich, erfahren bei der Keimung schwache Vergrößerung. Zuerst reißt das Exospor an einer beliebigen Stelle, das Endospor tritt als Keimschlauch heraus und wächst zum Lichte hin. Bald tritt die erste Querwand auf. Die abgeschnittene Zelle teilt sich in drei aufeinanderliegende Zellen, deren unterste ungeteilt bleibt, während in der zweiten eine Längswand und später eine schiefe Wand auftritt. Die dritte Zelle liefert die Quadranten. In jedem von ihnen treten Antiklinen und Periklinen auf. Aus dem Quadranten, der dem ersten Rhizoid gegenüberliegt, geht die Pflanze

hervor. Sie wächst anfangs mit zweischneidiger Scheitelzelle. Die jungen Pflänzchen entwickeln sich in der Fläche der Keimscheibe, d. h. senkrecht zum Keimschlauch. In der Scheitelzelle tritt sehr bald eine Querwand auf und es geht die zweischneidige Scheitelzelle in eine prismatische über."

An dieser Beschreibung fällt vor allem auf, daß hier plötzlich eine dreiseitige Scheitelzelle auftreten soll. Diese Ansicht teilt auch Emma Lampa, die in ihren „Untersuchungen an einigen Lebermoosen" (1902) auch kurz auf die Keimung von Plagiochasma rupestre eingeht. Nach ihr schwillt das Ende des Keimschlauchs keulig an und wird als kopfförmige Endzelle abgeschnitten. Die Endzelle wird durch eine weitere Querwand geteilt. Die Spitzenzelle zerfällt in die drei Segmente. Dieselbe Ansicht äußert sie 7 Jahre später, wo sie die Keimung von Peltolepis grandis beschreibt und das Phänomen der Keimscheibe ebensowenig gelten lassen will, wie sie die Quadrantenteilung als falsch gedeutete Mißbildung abtut.

Schließlich erwähnt noch Orth in seiner Arbeit „vergleichende Untersuchungen über die Luftkammerentwicklung der Marchantiaceen" (1929) die Keimung der Sporen von Plagiochasma rupestre.

Bei diesem Objekt, das ich ebenso wie Marchantia auf Agarnährboden zog, machte die Beobachtung erhebliche Schwierigkeit, weil man es hier von Anfang an mit einem ausgesprochenen Zellkörper zu tun hat und daher aus der Oberflächenbeobachtung nur unsichere Schlüsse ziehen kann. Ich habe versucht, durch das Studium von Mikrotomschnitten die notwendigen Ergänzungen zu bekommen.

B. Methodik.

Gewinnung und Aufbewahrung der Sporen.

Die Sporen von Marchantia und Plagiochasma, die ich zu meinen Kulturen verwendete, stammten aus dem botanischen Garten zu Marburg. Die Sporogone von Marchantia und Plagiochasma wurden kurz vor der Sporenentleerung gesammelt und einzeln oder zu wenigen in kleinen, vorher sterilisierten, mit Wattestopfen verschlossenen Reagenzgläsern aufbewahrt. Auf diese Weise hielt ich nicht nur die Sporen monatelang keimfähig, sondern ermöglichte es auch, mit verhältnismäßig sterilem Material zu arbeiten, da die Infektion nichtinfizierter Kapseln durch infizierte ausgeschlossen war und jedesmal zur Aussaat ein neues Reagenzglas geöffnet wurde.

Herstellung der Nährböden.

Benutzt wurden feste Nährböden. Vor allem kamen solche aus Agar-Agar, seltener aus Kieselgallerte, denen ich Nährlösung zusetzte,

zur Anwendung. Den besten Erfolg hatte ich mit der Nährlösung von Knop, deren Zusammensetzung folgende ist:

1,0 g $Ca(NO_3)_2$
0,25 g KCl
0,25 g $MgSO_4$
0,25 g KH_2PO_4
Spur $FeCl_3$
auf 1000 ccm dest. Wasser.

Außerdem bewährte sich die Lösung von A. Meyer, die aus

1,0 g KH_2PO_4
1,0 g NH_4NO_3
0,3 g $MgSO_4$
0,1 g $CaCl_2$
0,1 g NaCl
0,01 g $FeCl_3$

auf 1000 ccm dest. Wasser besteht, wenn auch weniger gut, als die Knopsche. Endlich machte ich noch Versuche mit Nährlösungen, die Marie Lilienstern zur Kultur von Marchantia polymorpha (1927) verwendet hat und die von Uspenski (Zusammensetzung siehe Zeitschr. f. Bot., Jg. 1925) und Detmer (Zusammensetzung siehe Marie Lilienstern Untersuchung) angegeben werden. Die Uspenskische Lösung besitzt einen sehr niedrigen Salzgehalt (0,2 ‰), die Detmersche Lösung wandte ich wie Marie Lilienstern in schwächerer Konzentration (0,85 ‰) an, so daß beide Lösungen wesentlich salzärmer sind als die oben angeführten. Meine Versuche machte ich nur mit Marchantiasporen. Immer trat eine frühzeitige Verpilzung der Nährböden ein, so daß die Keimpflänzchen nicht über das erste Stadium hinauskamen.

Zur Herstellung der Agarnährböden verwendete ich 2% Agar-Agar, den ich einige Tage in mehrfach gewechseltem Wasser stehen ließ, um ihn zu reinigen. Er wurde dann mit Wasser verkocht, mit Nährsalzen versehen und heiß durch mit heißem Wasser angefeuchtete, reine Watte in einem Nutschfilter durchgesaugt. Nach Sterilisation kann der Nährboden in Petrischalen ausgegossen oder aufbewahrt werden. Man kann sich auch sterilen Wasseragar aufbewahren und diesen nach Bedarf vor dem Gebrauch mit Nährlösung versetzen.

Die Nährböden aus Kieselgallerte stellte ich nach der in Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden von E. G. Pringsheim für Algenkultur angegebenen Methode her (1924, S. 398). Trotzdem ich die Vorschrift genau einhielt, gediehen die Marchantiakulturen bei Anwendung verschiedener Nährlösungen nicht. Plagiochasmasporen

entwickelten sich dagegen auf diesem Substrat ebenso gut, wie auf Nährböden aus Agar-Agar.

Die Dicke der Nährschicht in den Petrischalen betrug etwa 10 mm. Größere Schichtdicken sind zwar für die Beobachtung nicht günstig, aber sie sind nötig, weil dünne Schichten so stark austrocknen, daß das Gedeihen der Pflanzen bald zu wünschen übrig läßt. Die Verpilzung der Kulturen ließ sich wesentlich einschränken, wenn der Agar wochenlang faulen und die Fäulnisprodukte durch Diffusion in reines Wasser übertreten konnten. Dies Verfahren ist von Förster (1927, S. 329) angegeben worden. Da es bessere Kulturen lieferte, als auf Kieselgallerte zu erzielen waren, so gab ich bald die umständliche Kieselgallertmethode auf, zumal auf Kieselgallertnährböden auch Pilze wachsen.

Sporenaussat.

Die Aussat muß mit besonderer Sorgfalt ausgeführt werden, da sich gezeigt hatte, daß eine frühre Infektion mit Pilzsporen und Bakterien dem Gedeihen der Kulturen hinderlich war. Ich erhitzte in einem Porzellanschälchen eine kleine Menge dest. Wasser, bis nur noch einige Tropfen übrig waren. In das erkaltete, sterile Wasser gab ich Sporen von Marchantia oder Plagiochasma und übertrug sie mit einer Platinöse auf die Nährböden, indem ich kreuz und quer über ihre Oberfläche strich. Die Deckel der Petrischalen nahm ich während der Impfung nicht ab, sondern lüftete sie seitlich.

Behandlung der Kulturen.

Bekanntlich erfolgt unter normalen Bedingungen die Keimung der Lebermoossporen nur, wenn Licht von wenigstens einer gewissen Intensität sie eine Zeitlang trifft. Die Thalli stellen sich senkrecht zum Lichteinfall. Deshalb ist es wichtig, daß man die Schalen stets aus derselben Richtung beleuchtet. Dies erreichte ich dadurch, daß ich kleine Papiermarken an die Vertikalwand der Schalen klebte und dafür sorgte, daß diese Marken im Bezug auf den Standplatz immer die gleiche Lage einnahmen. Die Marchantiakulturen standen zuerst am Nordfenster des Arbeitszimmers. Im Winter reichten Beleuchtung und wohl auch Temperatur nicht aus, um die keimenden Sporen am Leben zu erhalten. Ich wählte deshalb als Standort ein Warmhaus des botanischen Gartens. Dadurch gelang es mir, die Mooskeimlinge über die erste kritische Zeit hinwegzubringen. Hatten sie eine gewisse Größe erreicht, so gediehen sie auch am Fenster des Arbeitszimmers. Später bezog ich ein anderes Zimmer, das ein großes Fenster nach

Süden besaß. Hier hatte ich keine Mühe, die Kulturen von Marchantia auch im Winter am Leben zu erhalten. Plagiochasma ist an und für sich viel leichter zu kultivieren und hat mir nie Schwierigkeiten gemacht. Da die Schalen einem schrägen Lichteinfall durch die Fenster ausgesetzt waren, wuchsen die Thalli in einem mehr oder weniger spitzen Winkel vom Substrat weg. Größere Marchantiathalli, die sich nachträglich aufrichteten, wohl deshalb, weil sie während der Beobachtung mit dem Mikroskop eine andere Lage zur Richtung der einfallenden Strahlen einnahmen, als am Standplatze, drückte ich mit einer Objektivlinse vorsichtig wieder aufs Substrat, was ihr Wachstum nicht beeinträchtigte. Mit Plagiochasma hatte ich damit keinen Erfolg. Ich stellte schließlich meine Kulturen dieses Lebermooses schräg, so daß die Lichtstrahlen ungefähr senkrecht auf die Agaroberfläche fielen. Das sich immer wieder bildende Kondenswasser schüttelt man am besten von Zeit zu Zeit vom Deckel ab, denn wenn es auf den Nährboden tropft, besteht die Gefahr, daß es Pilzsporen über die Agarfläche verbreitet und die ausgesäten Moossporen fortschwemmt. Als Ersatz für das verdunstete Wasser fügt man dem Agar hin und wieder sterilisiertes Wasser von einem Raum aus zu, den man durch Herausschneiden eines kleinen, segmentförmigen Stückes Agar aus dem Rande des Nährbodens geschaffen hat. Nährsalzlösung zuzugeben ist nicht statthaft, weil dadurch die Salzkonzentration zu groß wird. Ich habe besonders bei Marchantia beobachtet, daß bei dichter Aussaat der Sporen ihre Keimung und das Wachstum der Keimlinge erheblich beschleunigt wurden. Außerdem schienen die Pilzsporen, die bei dichter Aussaat sicher mindestens eben so häufig waren, wie bei dünner, nicht so rasch zur Keimung zu gelangen. Zur Beobachtung der Keimung der einzelnen Sporen muß man sich die isoliert liegenden Sporen aussuchen, oder von Zeit zu Zeit die Thalli, die durch ihr Wachstum dem zu beobachtenden Objekt zu nahe kommen, wegpräparieren. Dies Verfahren fand ich besser als etwa eine Umpflanzung der Thalli nach einer gewissen Zeit. Auch bei sorgfältiger Präparation wächst der Keimling in einer neuen Schale nicht immer weiter. Außerdem ist ein junger Thallus, solange er von einem Ring von anderen umgeben ist, gegen eine Überwucherung durch Pilzhyphen besser geschützt, als wenn er isoliert stände.

Mikroskopische Beobachtung.

Eine Beobachtung der Sporen und Keimlinge mit dem Mikroskop durch den Deckel der Petrischale hindurch ist nicht möglich. Nimmt man den Deckel ab, so leiden die Pflanzen Schaden. Um die Objektive

nahe genug an die Objekte heranführen zu können, ohne die Kulturen durch die Entdeckelung der Schalen allzusehr auszutrocknen, legte ich auf den Unterteil der Petrischale für die Zeit der Beobachtung eine Glasscheibe von 14 × 12 cm Größe mit einem Loch von 1,7 cm Durchmesser, 6,2 bzw. 5,2 cm vom Rande entfernt, durch das ich das Objektiv bis dicht ans Substrat führte. Die Lage der Sporen bezeichnete ich durch Glasfäden, die vorher durch die Flamme gezogen wurden und legte Skizzen der einzelnen so bezeichneten Bezirke an. Später, wenn die Thalli eine gewisse Größe erreicht hatten, war eine genaue Markierung nicht mehr nötig. Viele der beobachteten Sporen keimten nicht, andere gingen ein, ehe sie einen mehrzelligen Keimling gebildet hatten. Dies traf besonders bei Marchantiasporen, die 8—9 Monate alt waren, so regelmäßig ein, daß nur noch ein kleiner Bruchteil zur Keimung gelangte. Miss O'Hanlon hat in ihrer Arbeit geschrieben, daß Marchantiasporen auch nach 12 Monaten noch zu 100% keimen, dann aber die Keimfähigkeit sehr rasch abnehme. Vielleicht ist doch vielfach schon vor Ablauf eines Jahres die Keimkraft der Sporen beeinträchtigt. Genauere Untersuchungen habe ich allerdings darüber nicht angestellt, glaube auch, daß die Art der Aufbewahrung der Sporen eine wesentliche Rolle dabei spielt.

Fixierung und Färbung.

Größere Thalli, die geschnitten werden sollten, wurden vom Agar abpräpariert, mit Chromessigsäure oder Carnoyscher Flüssigkeit fixiert, nach dem Auswaschen mit Hämalaun gefärbt und durch die Alkohol-Xylolstufen in Paraffin gebracht. Meistens genügte die Vorfärbung. Ganz kleine Thalli mußten anders behandelt werden. Ich präparierte sie zwischen vielen Keimlingen einzeln heraus und übertrug sie auf eine unbesäte Schale mit Agar. Dann goß ich vorsichtig eine dünne Schicht eben noch flüssigen Agar darüber und schnitt die einzelnen Objekte aus dem Agar in Blockform heraus, wobei ich gleich auf die Angabe der Schnittrichtung durch Beschneiden des Blocks bedacht war. Die Agarblöcke wurden nun fixiert, vorgefärbt und dann wie üblich weiterbehandelt. Die Schnittdicke betrug für Querschnitte 10 μ, für Längsschnitte 5 μ.

Herstellung der Abbildungen.

Alle Marchantia- und ein Teil der Plagiochasmazeichnungen wurden mit dem Zeichenapparat nach Abbe bei 710facher Vergrößerung auf Pauspapier entworfen. Für die letzten Untersuchungen an Plagiochasma stand mir ein Zeisssches Apochromat für Beobachtung ohne Deckglas zur Verfügung, das Zeichnungen von 460facher Vergrößerung lieferte.

Größere Zeichnungen mußten aus vielen Teilstücken zusammengesetzt werden. Ein und dasselbe Objekt konnte längere Zeit im Wachstum verfolgt und wiederholt gezeichnet werden. Die Vergleichung der aufeinanderfolgenden Zeichnungen gestattete eine sichere Analyse der Entstehung des Zellnetzes. Meistens genügte es, wenn ich die Objekte einmal am Tage zeichnete. In einzelnen Fällen ging ich aber dazu über, morgens und abends eine Zeichnung anzufertigen und in den wärmsten und hellsten Wochen des Jahres reicht bei dem stürmischen Wachstum von Marchantia auch das noch kaum, wenn man die Entwicklungsfolge der Wände sicher feststellen will. Daß aber von einer gewissen Größe des Thallus ab die Möglichkeit nicht mehr besteht, so viele Aufnahmen zu machen, wird ersichtlich, wenn ich hinzufüge, daß ich an den letzten Zeichnungen der längsten Entwicklungsreihe von Marchantia je einen vollen Tag gearbeitet habe und beinahe ebensolange brauchte, um aus den Einzelzeichnungen das ganze Bild des Thallus zusammenzusetzen. Ein Nachteil ist der, daß man bei mehrschichtigen Objekten, und dazu muß Marchantia sehr früh und Plagiochasma schon nach den ersten Zellteilungen gerechnet werden, nur das Zellnetz der Oberfläche entwerfen kann. Auch dabei ergeben sich schon Schwierigkeiten, denn im abschüssigen Scheitel erscheinen die Zellen, da man schief auf sie hinaufsieht, kleiner als sie sind. Um Einsicht in die räumlichen Verhältnisse des Scheitels und der hinter ihm liegenden Zellen zu bekommen, muß man noch Längs- und Querschnittbilder aufnehmen.

C. Eigene Untersuchungen:

I. Marchantia polymorpha L.

a) Die Sporen und ihre ersten Keimstadien.

Daß den bisher ausgeführten Untersuchungen über die Keimung der Marchantiasporen insofern ein Mangel anhaftet, als die Keimstadien an verschiedenen Objekten beobachtet wurden, während die oben geschilderte Methode darauf ausgeht, ein Objekt in seinem Wachstum so lange wie möglich zu beobachten, wodurch allein sichere Angaben über die Entwicklung möglich werden, habe ich schon erwähnt.

Marchantiasporen standen mir im botanischen Garten zur Verfügung. Sie kamen im Laufe des Juli zur Reife, und ich war darauf angewiesen, in dieser Zeit möglichst viel Material zu sammeln. Die Sporen sind meist kugeltetraedrisch, und zwar so, daß die drei Flächen, in denen jede der vier Sporen die anderen drei berührt, einen kleinen Teil der Sporenoberfläche bilden, während die gewölbte Seite den größten Teil der Oberfläche einnimmt (Taf. III, Figg. 1 d, 2 d). Manchmal fand ich auch

viertelapfelförmige Sporen. Die Sporen sind gelb, zeigen ein dünnes, mit feinen Wärzchen ausgestaltetes Exospor, und ein sehr dünnes Endospor. Der Zellinhalt besteht aus Zytoplasma, Kern, einigen Plastiden und einem bis mehreren auffallenden Öltropfen (Taf. III, Fig. 3 d).

Die Keimung kann sofort nach der Aussaat damit beginnen, daß sich die Spore, die vor der Keimung im Mittel einen kurzen Durchmesser von 8,6 μ und einen langen von 12,2 μ besaß, auf einen Durchmesser von ungefähr 25 μ vergrößert, wobei sie kugelförmig wird und die Öltropfen in dem Maße verschwinden, wie sich die Chloroplasten vermehren. Dabei ist das Exospor stark gedehnt und von dem ersten Rhizoid durchbrochen worden, das frühestens am 4. bis 5. Tag nach der Aussaat erscheint (Taf. III, Fig. 4 d). Wenig später hat sich das dem Rhizoidursprung entgegengesetzte Ende der Spore stark vorgewölbt und sehr bald das Exospor gesprengt, das meist noch kurze Zeit in einigen Fetzen dem Endospor anhaftet (Taf. III, Fig. 5 d). Die Keimzeit, d. h. die Zeit bis zum Auftreten des ersten Rhizoids und bis zur Bildung eines Keimschlauchs, kann bei schwacher Beleuchtung und ungeeignetem Nährboden bis auf 12—15 Tage steigen. Auch insofern habe ich vereinzelte Abweichungen beobachtet, als nicht immer ein Rhizoid vor dem Keimschlauch erscheint. In diesem Falle bildet wohl in der Regel die Spore überhaupt kein Rhizoid, sondern erst die erste Keimschlauchzelle.

b) Thallusentwicklung.

1. Schilderung der Entwicklung mehrerer Keimlinge.

Der Übersicht wegen schicke ich jedem Entwicklungsgang eine Tabelle voraus, aus der Tag und Stunde der Aufnahme und das Alter der Keimlinge entnommen werden können.

Marchantia polymorpha L. Taf. III, Figg. 1 a bis 14 a.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1 a	15. 1. 29	11^{00}	6
2 a	16. 1. 29	20^{00}	7
3 a	17. 1. 29	16^{00}	8
4 a	18. 1. 29	11^{00}	9
5 a	18. 1. 29	19^{00}	9
6 a	20. 1. 29	11^{00}	11
7 a	21. 1. 29	12^{00}	12
8 a	22. 1. 29	11^{30}	13
9 a	24. 1. 29	12^{00}	15
10 a	25. 1. 29	11^{00}	16
11 a	26. 1. 29	18^{00}	17
12 a	27. 1. 29	12^{30}	18
13 a	28. 1. 29	12^{00}	19
14 a	30. 1. 29	16^{00}	21

Als erste Entwicklungsreihe (Taf. III, Figg. 1a bis 14a) soll die eines Keimlings besprochen werden, dessen Scheitelzelle ganz regelmäßig sieben Segmente abwechselnd nach rechts und links abgeschnitten hat und dann regelmäßig aufgeteilt ist. In Fig. 1a besteht der Keimling aus drei Zellen, worunter sich ein Rhizoid befindet. Die drei Zellen vergrößern sich zunächst (Fig. 2a), besonders die vordere und die mittlere, die sich in der Quere teilen. In Fig. 3a erscheint die in Fig. 2a vordere Zelle quergeteilt und ihre Deszendenten sind längsgeteilt, so daß an ihre Stelle vier Zellen getreten sind. In der rechten vorderen Zelle tritt nun eine Wand auf, mit der die Bildung einer zweischneidigen Scheitelzelle eingeleitet ist (Fig. 4a), die von jetzt ab in regelmäßigem Wechsel nach rechts und links fünf Segmente liefert, die in allen Figuren (Figg. 4a bis 14a) leicht aufzufinden und als III. bis VII. Segment bezeichnet sind. Nach Entstehung des VII. Segments wird die Scheitelzelle durch eine Perikline aufgeteilt (Fig. 10a). Die Weiterentwicklung ihrer beiden Tochterzellen ist in den Figg. 11a bis 14a leicht abzulesen. Das aus ihnen entstehende Areal liegt rechts von der Scheitelbucht, die aus Zellen des VII. Segmentes hervorgeht.

Dieser Gesamtbeschreibung in großen Zügen lasse ich eine Schilderung der Entwicklungsgeschichte der Segmente in der Reihe ihrer Bezifferung in den Figuren 1a bis 14a folgen. Höchst einfach verhält sich Segment I in Fig. 3a. Es wird nach Vergrößerung quer geteilt (Fig. 6a). Seine Deszendenten vergrößern sich, bis im Stadium der Fig. 14a eine zweite Wand auftritt, die die hintere der beiden oben erwähnten Zellen der Länge nach zerlegt. Segment II (Fig. 4a) wird nach Wachstum halbiert (Fig. 5a). Die Hälften wachsen und werden abermals halbiert, zuerst die hintere Zelle (Fig. 6a) und dann die vordere (Fig. 7a). Erst nach längerer Zeit teilt sich die zweithinterste Zelle längs zur Richtung des Segmentes, so daß die Gesamtzahl seiner Zellen fünf beträgt (Fig. 13a). Segment III (Fig. 5a) wird zuerst periklin und die äußere der beiden Tochterzellen darauf antiklin geteilt (Fig. 6a). Die vordere Außenzelle erfährt antikline (Fig. 7a), die hintere perikline Teilung (Fig. 8a). Von den fünf Zellen erfahren die zwei vorderen Außenzellen perikline Teilungen, während die Innenzelle sich antiklin teilt (Fig. 9a, Fig. 12a). Die Gesamtzahl der Zellen beläuft sich schließlich auf acht. Segment IV, zum erstenmal zu erkennen in Fig. 5a, wird zuerst periklin und dann antiklin geteilt. Die äußeren Abkömmlinge teilen sich regelmäßig peri- und antiklin weiter, die vorderen von ihnen etwas schneller als die hinteren (Figg. 9a, 10a, 11a). Nach Teilung der Innenzelle (Fig. 9a) und einer weiteren Teilung (Fig. 14a), beträgt die

Gesamtzahl der Zellen 12. Segment V tritt erstmalig in Fig. 7 a auf und wird in Fig. 8 a durch eine Perikline zerlegt. Die Innenzelle erfährt einmalige Längsteilung, während die Außenzelle durch Antiklinen in drei Zellen zerlegt wird, so daß das Segment in Fig. 9 a aus fünf Zellen besteht. Darauf sind die drei Außenzellen sämtlich quer und die vorderste der neu entstandenen Außenzellen ist darnach längs geteilt worden. Die rechte der beiden Innenzellen hat Querteilung erfahren (Fig. 10 a). Das Segment besitzt demnach vier Randzellen, von denen die hintere ungeteilt bleibt, während die anstoßende Randzelle längs geteilt wird (Fig. 11 a). Die dritte Randzelle, die sich an die eben beschriebene nach vorn anschließt (Fig. 11 a), ist quer geteilt, die äußere Tochterzelle längs geteilt worden und die vierte, vorderste der Randzellen hat Querteilung erfahren. Gleichzeitig ist auch die an die dritte und vierte Randzelle nach innen grenzende Zelle des Segments durch zwei Wände in drei Zellen zerlegt worden, so daß das Segment V in Fig. 11 a aus 16 Zellen besteht, von denen sechs den Rand bilden. Von diesen sechs Randzellen wird die vorderste längs, ihre beiden Deszendenten werden quer geteilt. Die beiden links folgenden Zellen erfahren Querteilung, dann wird eine der Randzellen längs geteilt, während die übrigen Randzellen unverändert bleiben (Fig. 12 a). In Fig. 13 a ist eine vordere Innenzelle quer geteilt worden, und daraufhin hat sich die obere Tochterzelle wieder quer geteilt (Fig. 14 a). Bei Zählung von hinten nach vorn hat von den acht Randzellen in Fig. 13 a in Fig. 14 a die zweite eine, die dritte zwei Längsteilungen erfahren, die vierte, fünfte und sechste, wie auch die innen folgenden Zellen dieser Randpartie (in Figg. 13 a und 14 a mit o,o bezeichnet) zeigen eine schwache Verkleinerung und teilweise beträchtliche Umformung, die durch die im Nährboden stark wuchernden Pilze veranlaßt wurde, die es mir unmöglich machten, den Keimling weiterhin zu beobachten (Fig. 14 a). Die achte Randzelle (Fig. 13 a) ist erst längs, die linke Tochterzelle längs, die rechte quer und ihre beiden Deszendenten längs geteilt worden. Außerdem ist eine vordere Innenzelle durch zweimalige Teilung in drei Zellen zerlegt worden, so daß Segment V schließlich aus 39 Zellen besteht. In Fig. 8 a finden wir zum erstenmal Segment VI, daß in Fig. 9 a erst quer geteilt worden ist, worauf die Randzelle Längsteilung und der rechte der beiden Abkömmlinge Querteilung erfahren haben. Dann ist auch eine antikline Teilung in der linken Tochterzelle aufgetreten und die innerste Randzelle hat eine Quer- und die äußerste eine Längswand gebildet, so daß das Segment in Fig. 10 a aus sieben Zellen besteht. Es folgen regelmäßig Längs- auf Querwände in den der Scheitelzelle

zugekehrten Randpartien, und auch einige Innenzellen haben Querteilung erfahren (Fig. 11 a, Fig. 12 a). Schließlich wird noch die zweithinterste Randzelle antiklin geteilt, so daß Segment VI aus 16 Zellen besteht (Fig. 14 a). Segment VII finden wir von Fig. 9 a ab. Die erste Teilung verläuft periklin (Fig. 10 a), worauf die Randzelle längs geteilt wird (Fig. 11 a). In Fig. 12 a haben die beiden Randzellen sich quer geteilt, so daß vier Zellen entstanden sind, von denen die zwei inneren wiederum quer geteilt wurden; die linke Randzelle hat eine Antikline gebildet. Das Segment besitzt drei Randzellen. Weiterhin sind die beiden linken Randzellen quer und dann die äußere der beiden in ihrer Randzelle längs geteilt worden (Fig. 13 a). Das Segment besitzt jetzt vier Randzellen, von denen, wenn wir von links nach rechts gehen, die erste zwei Querwände hintereinander, die zweite eine Querwand gebildet hat. Zelle 3 ist antiklin geteilt und Zelle 4 durch Längswände in drei Zellen zerlegt worden, von denen sich die äußerste quer geteilt hat. Außerdem sind in einigen Innenzellen vorwiegend Längswände aufgetreten, so daß das Segment zum Schluß aus 23 Zellen besteht (Fig. 14 a). Betrachten wir endlich die Scheitelzelle. Sie ist, nachdem sie in Fig. 9 a Segment VII abgeschnitten hat, in Fig. 10 a quer geteilt worden und hat damit ihre Tätigkeit als zweischneidige Scheitelzelle eingestellt. Sie wird in den folgenden Figuren (11 a—14 a) genau wie ein Segment aufgeteilt und ist bald nicht mehr als Scheitelzelle kenntlich. Es wechselt regelmäßig die Bildung von Antiklinen mit Periklinen in den Randzellen ab, wobei der dem Segment VI zugekehrte Teil vorauseilt (Figg. 11 a, 12 a). In Fig. 13 a ist die Aufteilung der ganzen Randzone gleichmäßig geworden, und in Fig. 14 a eilt nun der vordere Teil des Randes im Wachstum voraus. Drei von den vier in Fig. 13 a vorhandenen Randzellen haben sich geteilt, die vorderste sogar in drei Randzellen, so daß die aufgeteilte Scheitelzelle sieben Randzellen besitzt. Auch im Innern sind mehrere Teilungen erfolgt und die einstige Scheitelzelle besteht jetzt aus 23 Zellen (Fig. 14 a).

Um von der Mannigfaltigkeit der Keimungsvorgänge einen Begriff zu geben, möchte ich im Anschluß an den behandelten zwei kurze Entwicklungsreihen besprechen, die zugleich erläutern werden, was Miss O'Hanlon meint, wenn sie von einer Launenhaftigkeit der Keimpflanzen spricht.

Der erste Entwicklungsgang ist in den Figg. 1 b bis 9 b festgehalten. Er betrifft das einzige Objekt, das aus einer Kultur mit A. Meyerscher Nährlösung stammt, während alle anderen Keimlinge,

Marchantia polymorpha L. Taf. III, Figg. 1b bis 9b.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1b	9. 2. 1928	16^{00}	11
2b	11. 2. 1928	17^{30}	13
3b	13. 2. 1928	19^{00}	15
4b	15. 2. 1928	12^{00}	17
5b	17. 2. 1928	12^{30}	19
6b	20. 2. 1928	13^{00}	22
7b	22. 2. 1928	12^{30}	24
8b	23. 2. 1928	18^{00}	25
9b	27. 2. 1928	12^{00}	29

die ich hier beschreibe, auf Knopscher Nährlösung gewachsen sind. Die beobachtete Wachstumsunregelmäßigkeit schreibe ich u. a. der für Marchantia scheinbar zu hohen Salzkonzentration der Meyerschen Lösung zu. Auffallend ist auch die lange Keimzeit. Daran ist nicht nur die an sich schon niedrige Lichtintensität im Januar und Februar schuld, sondern es muß ausdrücklich gesagt werden, daß die Kulturen an einem der Nordfenster das Arbeitszimmers standen und deshalb besonders wenig Licht erhielten.

Die Figg. 1b bis 6b zeigen den Keimling im Fadenstadium. Während sich die Zellen in Fig. 2b aufeinandertürmen, streckt sich der Faden in den folgenden auf dem Substrat aus. Wir sehen schon früh drei Rhizoiden gebildet, die alle am hinteren Ende entspringen (Fig. 6b). Mit Fig. 7b hat das Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle begonnen. Wir stellen fünf Segmente fest, von denen die ersten vier regelmäßig nach rechts und links abgeschnitten wurden, während Segment V über Segment IV liegt und damit die Regel durchbricht. In Fig. 9b hat die Scheitelzelle, nachdem sie links Segment V abgeschnitten hat, rechts Segment VI gebildet und ist damit zum regelmäßigen Wachstum zurückgekehrt. Die Teilungsweise der Segmente II bis VI kann an den Figg. 8b und 9b ohne Schwierigkeit abgelesen werden.

Marchantia polymorpha L. Taf. III, Figg. 1c bis 7c.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1c	25. 9. 1928	18^{00}	5
2c	27. 9. 1928	18^{00}	7
3c	28. 9. 1928	18^{00}	8
4c	29. 9. 1928	17^{00}	9
5c	30. 9. 1928	12^{30}	10
6c	1. 10. 1928	12^{30}	11
7c	2. 10. 1928	10^{00}	12

Der zweite Fall soll das Beispiel einer Keimung darstellen, bei der der Keimschlauch kurz und die Endzelle des Keimlings stark flächenförmig ausgebreitet ist.

Der erst wenigzellige Keimling beginnt in Fig. 3c mit dem Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle. Die Figg. 4c bis 6c lassen vier in regelmäßiger Folge gebildete Segmente erkennen. In Fig. 7c ist noch ein letztes V. Segment hinzugekommen. Aus der Gestalt des Thallus kann man schließen, daß die Scheitelbucht von Randzellen des III. Segmentes gebildet wird, was ich bei meinen weiteren Beobachtungen bestätigt fand, die nichts Wesentliches mehr dem Entwicklungsgang hinzufügten, da mit Fig. 7c das Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle erloschen war. Da die Zahl der Teilungen innerhalb der Segmente klein ist, so kann die Entstehungsfolge der Zellen unschwer den Figuren entnommen werden.

Im folgenden will ich einige Entwicklungsgänge beschreiben, die dartun sollen, daß häufig bei Marchantia polymorpha eine Abdrängung der Scheitelzelle erfolgt, d. h. daß die Scheitelzelle zur Zeit ihrer Aufteilung nicht mitten in der Scheitelbucht liegt, sondern schon zur Seite gedrängt ist, während sie noch Segmente abschneidet. Eines von diesen läßt dann die Scheitelbucht hervorgehen, worauf bald der Keimling Herzform annimmt.

Als erstes Beispiel für diesen überaus häufigen Fall betrachten wir den durch Figg. 1e bis 11e dargestellten Keimling. Er zeigt regelmäßige Bildung von sechs Segmenten durch eine zweischneidige Scheitelzelle an der Spitze (Figg. 3e bis 7e). In Fig. 8e wird die Scheitelzelle aus der Symmetrieachse nach rechts abgedrängt (Bildung von Segment VII), die linke Thallusflanke (Segment III und V) entwickelt

Marchantia polymorpha L. Taf. III, Figg. 1e bis 11e.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in
1e	25. 9. 1928	18^{00}	5
2e	27. 9. 1928	18^{00}	7
3e	28. 9. 1928	18^{00}	8
4e	29. 9. 1928	18^{00}	9
5e	30. 9. 1928	12^{00}	10
6e	1. 10. 1928	12^{30}	11
7e	2. 10. 1928	11^{00}	12
8e	3. 10. 1928	11^{00}	13
9e	4. 10. 1928	12^{30}	14
10e	5. 10. 1928	11^{30}	15
11e	6. 10. 1928	11^{00}	16

sich von nun ab stark. Die Scheitelzelle bildet noch ein VIII. Segment (Fig. 9e) und geht dann in Dauergewebe über, während sich aus den Randzellen von Segment III und V allmählich die Scheitelbucht bildet.

Auf die kurze Übersicht soll die Beschreibung der Entwicklung der einzelnen Segmente folgen. Wir finden Segment I erstmalig in Fig. 3e. Es wird in vier Zellen zerlegt (Figg. 4e bis 6e). Eine letzte Wand tritt in Fig. 10e in der zweitvordersten Zelle auf, so daß das Segment am Ende aus fünf Zellen besteht. Auf Segment II stoßen wir zuerst in Fig. 4e und finden in ihm eine erste schräge Wand in Fig. 5e. Dann teilt sich die Innenzelle längs (Fig. 6e), daraufhin die Außenzelle antiklin. Damit ist die Zellteilung in diesem Segment, das vierzellig bleibt, abgeschlossen. In Segment III, das zum erstenmal in Fig. 4e auftritt, findet eine Querteilung statt (Fig. 5e), dann wird die Außenzelle antiklin geteilt (Fig. 6e). Die Innenzelle ist darauf in drei Zellen geteilt worden, von den beiden Randzellen hat die hintere eine schräge Wand gebildet, während die vordere Längsteilung und ihre Deszendenten Quer- und Längsteilung erfahren haben (Figg. 7e, 8e). Die Teilungen gehen in der vorderen Randpartie regelmäßig weiter; das Segment besitzt in Fig. 9e neun Randzellen. Durch Teilung der beiden vordersten bilden in Fig. 10e elf Zellen den Rand. In Fig. 11e setzt ganz stürmische Zellteilung ein, so daß z. B. aus der vordersten Randzelle durch Längs- und Querteilungen acht Zellen entstanden sind und sich auch in den nach hinten anschließenden Randzellen eine starke Bildung von Längswänden zeigt, so daß 25 Zellen an der Randbildung beteiligt sind und Segment III aus 46 Zellen besteht. Segment IV ist in Figg. 5e und 6e einzellig, dann wird es quer und die Außen- und Innenzelle längs geteilt (Fig. 7e). Auf diesem Vierzellstadium bleibt es stehen. Segment V tritt uns zum erstenmal in Fig. 6e entgegen. Es wird quer, seine Außenzellen längs geteilt (Fig. 7e), dann entstehen in der Innenzelle zwei Wände und die hintere Randzelle bildet eine Antikline, so daß das Segment in Fig. 8e sechszellig ist. In der Folge tritt in den hinteren Randzellen vorwiegend Quer-, in den vorderen Längsteilung auf, auch die Innenzellen haben Teilungen erfahren (Fig. 9e). In Fig. 10e bilden 11 Zellen des Segmentes den Thallusrand. Die an Segment VII anstoßenden Zellen haben sich vergrößert und wölben den Rand vor, während die dem Segment III benachbarten Zellen in einer flachen Bucht liegen. In diesem Teil sind in Fig. 11e noch einige Teilungen erfolgt, während im übrigen Zellvergrößerung stattgefunden hat. Das Segment besitzt zum Schluß 29 Zellen. In Fig. 7e finden wir Segment VI neu gebildet. Es legt

nacheinander drei Querwände an und teilt seine innerste Zelle längs (Figg. 8e, 9e). Mit der Bildung der fünf Zellen ist sein Wachstum erloschen. Segment VII tritt in Fig. 8e auf, ist in Fig. 9e quer und in Fig. 10e ist seine Außenzelle längs geteilt. Aus drei Zellen besteht es noch am Ende unserer Entwicklungsreihe. Endlich hat die Scheitelzelle in Fig. 9e noch Segment VIII abgeschnitten, das einzellig bleibt (Figg. 10e, 11e). Auch die Scheitelzelle ist in Dauergewebe übergegangen, ohne sich zu teilen.

Marchantia polymorpha L. Taf. III, Figg. 1f bis 15f.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1f	8. 10. 1928	19^{00}	4
2f	9. 10. 1928	20^{00}	5
3f	10. 10. 1928	17^{00}	6
4f	11. 10. 1928	17^{00}	7
5f	12. 10. 1928		8
6f	13. 10. 1928		9
7f	15. 10. 1928		11
8f	16. 10. 1928		12
9f	17. 10. 1928	12^{00}	13
10f	18. 10. 1928	10^{00}	14
11f	19. 10. 1928	11^{00}	15
12f	20. 10 1928	16^{00}	16
13f	22. 10. 1928	16^{00}	18
14f	24. 10. 1928	17^{00}	20
15f	25. 10. 1928	12^{00}	21

Als zweites Beispiel für Abdrängung der Scheitelzelle sei die Keimung einer Spore beschrieben, wie sie den Figg. 1f bis 15f der Taf. III entspricht. Fig. 3f bietet insofern etwas Besonderes, als nicht sofort Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle einsetzt, nachdem auf die letzte Querwand eine Längswand in der Spitzenzelle gefolgt ist. In Fig. 4f sehen wir, daß die rechte der beiden Spitzenzellen in der Tiefe verschwindet, während in der linken wieder eine Längswand sich gebildet hat, womit das Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle eingeleitet ist. Es sind zwei Segmente gebildet worden. In Fig. 6f hat die Scheitelzelle ihr letztes, fünftes Segment abgeschnitten. Die weitere Entwicklung bringt ihre Aufteilung, Abdrängung nach links und Ausbildung der Scheitelbucht im Segment IV mit sich.

Gehen wir nun zur Beschreibung der Entwicklung der einzelnen Segmente über. Segment I tritt zum erstenmal in Fig. 4f auf und ist bereits quer geteilt. Die zweite Wand hat die hintere Zelle (Fig. 5f), die dritte die vordere Zelle längs geteilt (Fig. 6f). In Fig. 8f ist die mittlere Randzelle zum Rhizoid ausgewachsen, das durch eine Querwand

abgeschnitten wird. Erst in Fig. 14 f hat die Innenzelle, nachdem der Komplex sich vergrößert hat, eine Querwand eingeschoben, so daß das Segment insgesamt aus sechs Zellen besteht. Segment II finden wir in Fig. 4 f neu gebildet. Es ist durch eine erste Wand schräg geteilt, die beiden Deszendenten erfahren weitere Aufteilung, so daß das Segment in Fig. 5 f schon fünfzellig ist. Von den vier Randzellen teilt sich nur noch die vorderste erst quer (Fig. 6 f), die Außenzelle dann längs und von den beiden Abkömmlingen erfährt der vordere Querteilung (Fig. 7 f), und seine Außenzelle endlich Längsteilung (Fig. 9 f). Schließlich wächst noch in Fig. 12 f die hinterste Randzelle zum Rhizoid aus. Durch eine Querwand wird es von der Mutterzelle abgeschnitten. Segment II besitzt am Ende 10 Zellen. Auf Segment III stoßen wir in Fig. 5 f erstmalig. Es ist quergeteilt, seine Außenzelle in Fig. 6 f längsgeteilt worden. Von den beiden Außenzellen erfährt die linke schräge Aufteilung, die rechte teilt sich quer, dann längs (Fig. 7 f). Diese sechs Zellen vergrößern sich weiterhin und gehen in Dauergewebe über. Wir gehen zu Segment IV über, das in Fig. 5 f entstanden ist und in Fig. 6 f Querteilung erfahren hat. Regelmäßig teilen sich nun die Randzellen abwechselnd längs und quer (Fig. 7 f und Fig. 8 f). In Fig. 9 f bildet sich in den vorderen Randzellen eine kleine Bucht aus; durch Auftreten mehrerer Antiklinen ist die Zahl der Randzellen von vier auf sieben gestiegen (Fig. 9 f). Die Gesamtzellzahl beträgt 16. Die Bildung von Längs- und Querwänden geht neben der Vergrößerung der einzelnen Zellen rasch weiter, so daß sich das Segment dem Rande zu stark verbreitert (Fig. 10 f). Während bisher die Teilungen längs des Thallusrandes im Segment gleichmäßig auftraten, finden wir künftig beschleunigtes Wachstum in den Randzellen der Bucht, die jetzt besser ausgebildet ist und stellen fest, daß die hinteren Randzellen des Segmentes keine Teilungen mehr durchmachen. In Fig. 12 f sind die Zellen der Scheitelbucht sämtlich längs geteilt worden. Das Segment besteht schon aus 56 Zellen. Weiterhin nehmen die Randzellen des Segmentes in wachsendem Maße am Gesamtumfang des Thallus teil. Ein großer Teil der Zellen wird stark in der Längsrichtung gestreckt, besonders die hinteren Rand- und viele Innenzellen. Die Zellen, die die Scheitelbucht bilden, erscheinen bei der Beobachtung senkrecht von oben verkürzt, da der Thallus in dieser Region schräg abfällt. Ein Schleimhaar wächst in Fig. 14 f von der Ventralseite her in die Bucht hinein. Die Zahl der Zellen des Segmentes in Fig. 14 f und 15 f ist noch um ein Mehrfaches gestiegen, da Segment IV nun ausschließlich das teilungsfähige Gewebe besitzt und fernerhin das Wachstum des Thallus bedingt. In Fig. 6 f finden wir zum erstenmal

Segment V. Es erfährt nacheinander in Fig. 7 f zwei Querteilungen. In Fig. 9 f wird die äußere und mittlere Zelle längs geteilt, womit das Segment seine endgültige Zellzahl erreicht hat. Betrachten wir noch die Scheitelzeile, die in Fig. 6 f ihr letztes Segment abgegliedert hat, und in Fig. 7 f durch eine Querwand, auf die sich in der Außenzelle eine Längswand setzte, aufgeteilt wurde. Im folgenden sehen wir in den Randzellen in regelmäßigem Wechsel Längs- und Querwände auftreten, wobei die rechte Seite der linken vorauseilt. Die linke der ehemaligen beiden Randzellen (Fig. 7 f), wird nach Querteilung einmal längs geteilt und geht dann in Dauergewebe über, während aus der rechten in Fig. 10 f fünf, in Fig. 11 f sieben, in Fig. 12 f neun Randzellen hervorgegangen sind. Damit ist die Teilungsfähigkeit erschöpft. Die Gesamtzahl der Zellen beträgt 27.

Ehe ich zur Beschreibung der Entwicklungsgeschichte einer Marchantiaspore bis zum gegabelten Thallus komme, möchte ich noch die Schilderung einer anderen Entwicklungsreihe einschieben, die auch noch zu den unregelmäßigen gezählt werden muß. Sie ist dargestellt durch die 15 Figuren der Taf. IV.

Marchantia polymorpha L., Taf. IV, Figg. 1 bis 15.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	25. 9. 28	16^{00}	5
2	27. 9. 28	17^{00}	7
3	28. 9. 28	16^{00}	8
4	29. 9. 28	13^{00}	9
5	1. 10. 28	14^{00}	11
6	2. 10. 28	11^{00}	12
7	3. 10. 28	9^{00}	13
8	4. 10. 28	10^{00}	14
9	5. 10. 28	11^{00}	15
10	6. 10. 28	12^{00}	16
11	7. 10. 28	10^{00}	17
12	8. 10. 28		18
13	9. 10. 28	10^{00}—12^{00}	19
14	11. 10. 28	9^{00}—12^{00}	21
15	13. 10. 28	9^{00}—13^{00}	23

Die Figg. 1 und 2 der Entwicklungsreihe stellen das Keimschlauchstadium dar, das damit seinen Abschluß findet, daß die Spitzenzelle längs geteilt wird. In Fig. 3 ist auf diese Längsteilung rechts eine Quer-, dann in der vorderen Zelle eine Längswand gefolgt; die linke Zelle ist ebenfalls quer, der hintere Deszendent längs geteilt worden. In diesem Stadium stellen wir bereits eine Scheitelzelle und zwei Segmente fest. In den Figg. 4, 5, 6 treten zu den vorhandenen Segmenten noch 5 in

regelmäßiger Folge hinzu. In Fig. 7 ist die Scheitelzelle aufgeteilt und von Fig. 10 ab in Dauergewebe übergegangen, wobei sie anfangs an der Bildung des Randes des rechten Thalluslappens Anteil hat (Figg. 10—12). Später wird sie allmählich immer weiter nach hinten abgedrängt. Die Bildung der Scheitelbucht wird von Segment IV und VI besorgt (Figg. 8, 9, 10). Später liegt sie in ausschließlich von Segment IV abstammenden Zellen. In Figg. 14 und 15 tritt Überschneidung der Thalluslappen vor der Scheitelbucht ein.

Es soll nun eine Beschreibung der sich entwickelnden Segmente im einzelnen folgen. Segment I besteht in Fig. 3 aus drei Zellen, von denen schon oben die Rede war. Die hintere Zelle hat in Fig. 4 eine Antikline gebildet und in Fig. 5 hat sich die linke vordere Zelle quer geteilt, während die rechte ein Rhizoid abgegliedert hat. Damit ist das Wachstum in diesem aus sechs Zellen bestehenden Segment erloschen. Auch Segment II haben wir in Fig. 3 als zweizellig oben beschrieben. Die Zellen vergrößern sich (Fig. 4), worauf sich die Innen- und die Außenzelle längs teilen. Von den beiden nun vorhandenen Randzellen erfährt die hintere schräge, dann Längsteilung, während die vordere quergeteilt wird (Fig. 5). Darauf ist die vorderste Randzelle längs, ihre Abkömmlinge sind quer geteilt worden (Fig. 6). Nachher haben diese Randzellen dreimal Längsteilung erfahren, so daß das Segment nunmehr aus 13 Zellen besteht, von denen die hinterste Randzelle im Begriff ist, ein Rhizoid zu bilden (Fig. 7). In der vordersten Randzelle tritt noch eine schräge Wand (Fig. 8), dann eine Querwand auf (Fig. 10) und die durch die Wand nach hinten abgeschnittene Zelle wächst in Fig. 14 zum Rhizoid aus, das durch eine Querwand von der Mutterzelle abgetrennt wird. Das Segment besteht am Schluß aus 16 Zellen. Segment III ist in Fig. 4 zum ersten Mal vertreten. Es erfährt Quer-, seine Außenzelle darnach Längsteilung (Fig. 5), worauf wieder die Randzellen abwechselnd quer und längs geteilt werden (Fig. 6). Die folgenden Figuren (7—11) lassen Wachstumsstillstand erkennen, bis in Fig. 12 eine Außenzelle ein Rhizoid bildet, das sich durch eine Querwand abgliedert. Damit ist das Segment, aus sieben Zellen bestehend, in Dauergewebe übergegangen. Wir verfolgen Segment IV, das in Fig. 5 erstmalig auftritt und schon aus einer großen und kleinen randbildenden Zelle besteht. Die große Zelle wird quergeteilt und, während die neuentstandene Innenzelle eine schräge Wand bildet, teilen sich die beiden Außenzellen quer, so daß das Segment sechszellig geworden ist (Fig. 6). In Fig. 7 sind die beiden innersten Zellen halbiert worden; aus der linken Randzelle sind drei, aus der rechten zwei Zellen durch Längsteilung entstanden. In allen

Randzellen treten nun Querwände auf, darauf folgen in vier von fünf Zellen Längswände, so daß neun Zellen den Rand bilden und das Segment jetzt 21 Zellen besitzt (Fig. 8). Künftig eilt die rechte Randpartie der linken in der Entwicklung voraus, da hier die Scheitelbucht im Entstehen begriffen ist und bald stellen die hinteren Randzellen des Segments Teilung und später auch das Wachstum ganz ein (Figg. 13, 14, 15). Das Segment besteht in Fig. 9 schon aus 43 Zellen und vergrößert sich in den folgenden Figuren gewaltig, da aus ihm fast der ganze Zuwachs bestritten wird, nachdem die Scheitelzelle ihre Tätigkeit eingestellt hat. Die Aufeinanderfolge der Wände läßt sich an den Figuren ablesen. Auch hier erscheinen die Zellen in der schräg abfallenden Scheitelbucht verkürzt. Außerdem kommt in unserem Fall noch die Überlagerung des linken über den rechten Thalluslappen hinzu, wodurch die Beobachtung der Scheitelregion allmählich ganz unmöglich wird. In der letzten Figur (15) erkennt man, daß fast die ganze linke Hälfte mit Einschluß der Scheitelbucht aus dem Segment IV hervorgegangen ist. Segment V ist in Fig. 5 neu gebildet und hat ganz regelmäßige Teilung in Fig. 6 erfahren, wo es aus einer Innenzelle und zwei Randzellen besteht. In Fig. 7 ist die vordere Randzelle quer geteilt worden und damit hat die Teilung der Segmentzellen schon ihr Ende erreicht. Stärker entwickelt hat sich Segment VI, das in Fig. 6 auftritt. In Fig. 7 sehen wir, daß nacheinander zwei Querwände gebildet wurden, dann ist die Außenzelle durch zwei schräge, senkrecht aufeinanderstehende Wände geteilt worden. In Fig. 8 ist die Randzelle längs geteilt worden und in verschiedenen Innenzellen sind Teilungen aufgetreten. Das Segment besitzt 10 Zellen. Auch in der nächsten Figur (9) bleibt die Aufteilung des Randes noch gering, während im Innern rege Vergrößerung und Zellteilung stattgefunden hat. In den folgenden Figuren beteiligt sich das Segment immer mehr an der Bildung des rechten Thalluslappens und verbreitert sich in seiner Randpartie stark. In Fig. 10 besitzt es 9, in Fig. 11 11, in Fig. 12 13 Randzellen. In den Figg. 14 und 15 bildet es vollständig den rechten Thalluslappen und ist im Begriff, in Dauergewebe überzugehen, da sich die Zahl der Randzellen von Fig. 14 nach Fig. 15 nicht mehr vermehrt hat, wenn auch jede Zelle noch gewachsen ist. Als letztes Segment bleibt VII übrig, das wir zum ersten Mal in Fig. 6 finden. Es besteht nach Längsteilung in Fig. 7 aus zwei Zellen, die sich weiterhin quer teilen, worauf die linke Randzelle eine Längsteilung vollzieht und das Segment fünfzellig wird (Fig. 8). Damit, daß sich die vorderste Randzelle quer teilt, ist auch schon die Zellteilung in diesem Segment abgeschlossen. Betrachten wir endlich die Scheitelzelle von

Fig. 6 ab, so ist sie in Fig. 7 durch Längsteilung dreizellig geworden. Dann hat die hintere Randzelle eine Querwand und ihr äußerer Abkömmling eine Längswand gebildet, so daß ihr Bereich aus fünf Zellen besteht (Fig. 8). In einer Randzelle tritt noch eine Querwand auf und eine Innenzelle wird geteilt (Fig. 9), dann teilt sich die vordere Randzelle längs (Fig. 10). Endlich hat noch in Fig. 15 die vorderste Randzelle eine Perikline gebildet, so daß schließlich neun Zellen vorhanden sind.

Marchantia polymorpha L. Taf. Va, Vb, Vc, Figg. 1 bis 22.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1	11. 10. 28		7
2	12. 10. 28		8
3	13. 10. 28		9
4	14. 10. 28		10
5	15. 10. 28	12^{00}	11
6	16. 10. 28	12^{00}	12
7	17. 10. 28	13^{00}	13
8	18. 10. 28	12^{00}	14
9	19. 10. 28	21^{00}	15
10	20. 10. 28	10^{00}	16
11	21. 10. 28	10^{00}	17
12	23. 10. 28	11^{00}	19
13	24. 10. 28	11^{00}	20
14	25. 10. 28	19^{00}	21
15	26. 10. 28	12^{00}	22
16	27. 10. 28	13^{00}	23
17	28. 10. 28	14^{00}	24
18	30. 10. 28	10^{00}—12^{00}	26
19	1. 11. 28	9^{00}—12^{00}	28
20	3. 11. 28	16^{00}—20^{00}	30
21	6. 11. 28	10^{00}—16^{00}	33
22	9. 11. 28	8^{00}—20^{00}	36

Die letzte Entwicklungsreihe eines Marchantiakeimlings aus der Spore soll die zu Anfang eingehend besprochene (Taf. III, Figg. 1a—14a) fortsetzen, da diese kurz nach der Aufteilung der Scheitelzelle abbrach. Wir haben auch hier einen Keimling vor uns, der ganz regelmäßig gewachsen ist. Leider fehlen die allerersten Entwicklungsstadien, doch macht die Analyse keine Schwierigkeit und wir erkennen in Fig. 1, daß der zehnzellige Keimling nach kurzem Fadenstadium zum Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle übergegangen ist und bereits drei Segmente gebildet hat. In den Figg. 2—6 werden regelmäßig weitere vier Segmente gebildet. Dann wird die Scheitelzelle in der Bucht aufgeteilt (Fig. 7). In der Folge gehen die Segmente bald in Dauergewebe über, mit Ausnahme von Segment VI, dessen Wachstum erst in Fig. 18 erschöpft ist, nachdem es bis dahin die linke Thallusflanke gebildet hat. Alles neu entstandene Gewebe geht bei diesem Keimling schließlich aus

der ehemaligen Scheitelzelle hervor. In Fig. 20 kommt eine Verbreiterung der Scheitelbucht zustande, aus der sich im weiteren Entwicklungsverlauf (Figg. 21, 22) ein Mittellappen vorschiebt, wodurch eine Gabelung des Thallus herbeigeführt wird. Durch intensives Wachstum erreicht der Mittellappen rasch die Gröβe der Seitenlappen.

Es soll nun die Beschreibung der Segmententwicklung im einzelnen folgen. Segment I, das in Figg. 1 und 2 einzellig ist, besteht in Fig. 3 aus drei Zellen, womit es seine Zellenhöchstzahl erreicht hat. Auch Segment II ist schon in Fig. 1 vorhanden. Es ist quer geteilt worden (Fig. 2) und geht, nachdem sich die beiden Zellen vergrößert haben, in Dauergewebe über. Eine bessere Entwicklung zeigt schon Segment III, das wir in Fig. 1 auch schon finden. Es ist antiklin geteilt worden (Fig. 2), worauf sich der vordere Deszendent längs, der hintere quer geteilt hat (Fig. 3). Nachdem das Segment aus vier Zellen besteht, bildet die vordere Randzelle eine Perikline. Als letzten Zuwachs müssen wir ein Rhizoid erwähnen, das aus der mittleren Randzelle entspringt, und durch eine Querwand abgeschnitten wird (Fig. 9), wodurch die Gesamtzahl der Zellen auf sechs erhöht wird. Wir gehen zu Segment IV über, das sich erstmalig in Fig. 2 findet, aus einer Innen- und einer Außenzelle bestehend. Die Außenzelle erfährt regelmäßig Längs- und Querteilungen (Figg. 3, 4, 5), wobei die vordere Randpartie in der Entwicklung vorauseilt (Fig. 6). Damit, daß die vorderste Randzelle antikline Teilung erfährt (Fig. 7), hört die Wandbildung in dem zehnzelligen Segment auf. Segment V ist in Fig. 2 neu gebildet worden, besitzt in Fig. 3 eine Innen- und zwei Randzellen und teilt dann auch die Innenzelle längs (Fig. 4). Dann werden Quer- und Längswände in den Randzellen gebildet (Figg. 5, 6, 7, 12), so daß das Segment endlich 12 Zellen besitzt. Segment VI finden wir zuerst in Fig. 4, wo es bereits Querteilung durchgemacht hat. In den folgenden Figuren (5, 6) teilt sich die Randzone regelmäßig auf. In Fig. 7 besteht das Segment, das vier Randzellen besitzt, schon aus 13 Zellen, da auch im Inneren Teilungen vollzogen wurden. In der Folge tritt eine starke Vermehrung der Randzellen ein und damit eine Verbreiterung nach außen. In Fig. 8 sind 7, in Fig. 9 10 und in Fig. 10 13 Randzellen vorhanden, doch wird durch Vergleichung dieser Figuren schon deutlich, daß nur noch die vorderen Randzellen Teilungen ausführen, da sie der nun wohl ausgebildeten Scheitelbucht nahe liegen (Figg. 8, 9, 10). Noch in Fig. 12 bildet das Segment den größten Teil des linken vorderen Thalluslappens. Es finden noch einige Zellteilungen vorwiegend in der Randzone statt (Figg. 12, 14). Von Fig. 15 ab besitzt das Segment 19 Randzellen, die

sich, wie auch sämtliche Innenzellen, vergrößern, ehe sie in Dauergewebe übergehen. Segment VII ist das letzte Segment. Es tritt in Fig 5 zuerst auf, erfährt Querteilung (Fig. 6) und seine Randzelle wird abermals periklin geteilt (Fig. 7). Die entstandene Randzelle wird hierauf längs geteilt. Der rechte Deszendent bildet eine Antikline (Fig. 8), der linke teilt sich quer, und die neu gebildete Randzelle längs, so daß sieben Zellen das Segment zusammensetzen (Fig. 9). In Fig. 19 treten nach langer Pause nochmals zwei Wände in Randzellen auf. Mit der Bilduug von neun Zellen hört das Wachstum in Segment VII auf (Figg. 19—22). Betrachten wir schließlich die Weiterentwicklung der Scheitelzelle genauer. Sie hat sich, nachdem sie ihr Segment abgeschnitten hat (Fig. 5), vergrößert (Fig. 6) und ist durch eine Antikline aufgeteilt worden (Fig. 7). In beiden Deszendenten sind Querwände entstanden, die rechte der dadurch gebildeten Außenzellen ist antiklin geteilt worden, so daß fünf Zellen ihre Stelle einnehmen (Fig. 7), von denen die drei Randzellen genau die Scheitelbucht bilden. In der Folge eilt die rechte Randzone der linken voraus und trägt in Figg. 9 und 10 schon wesentlich zur Bildung des rechten Lappens bei. In Fig. 9 finden wir schon sieben Randzellen, von denen die drei rechtsliegenden nicht mehr der Scheitelbucht angehören. Der einstigen Scheitelzelle entspricht jetzt ein Komplex von 18 Zellen. Die weitere Aufteilung kann an Hand von Figg. 10 und 11 abgelesen werden. Die Zellen der Scheitelbucht zeigen sich in Fig. 11 schon stark verkürzt. Besonders in der linken, zusammengedrängten Randpartie wird die Beobachtung schwierig. Die Scheitelbucht erweitert sich jetzt und ein Schleimhaar wird in Fig. 12 sichtbar. In dieser Figur sind 20 Randzellen vorhanden, von denen die dem Segment VII benachbarten keine Teilungen mehr ausführen. Um so energischer geht das Wachstum in der Scheitelregion weiter, vor allem in der Längs-, zugleich aber auch in der Querrichtung, so daß in Fig. 13 28 Randzellen vorhanden sind. Mit Fig. 14 setzt nun auch in der linken Randpartie starkes Wachstum ein, was zur Folge hat, daß die Scheitelbucht tief eingesenkt erscheint. Die ehemalige Scheitelzelle besitzt in ihrem hintersten, zugespitzten Teil vollständig ausgewachsene, in der Längsrichtung stark gestreckte Zellen, die allmählich, je näher wir der Scheitelbucht kommen, in das teilungsfähige, kleinzellige Gewebe übergehen. Auch die folgenden Figuren (15, 16) lassen ein beschleunigtes Wachstum der links von der Scheitelbucht befindlichen Randpartie erkennen. In Fig. 17 möchte ich besonders auf zwei Zellen in der Nähe der Scheitelbucht hinweisen, von denen die auf der linken Flanke liegende schon in Figg. 15 und 16 vorhanden ist und mit x bezeichnet wurde,

während die rechts der Scheitelbucht befindliche Zelle (y) zum erstenmal in Fig. 17 auftritt. Die folgenden Figuren lassen erkennen, daß diese Zellen dadurch, daß sie die ursprüngliche Größe behalten, das sie rings umgebende Gewebe verzerren. Sie fallen nicht nur durch ihre Kleinheit (Figg. 21, 22) auf, sondern auch durch ihren braungelben Inhalt, der nach Untersuchungen von Miss O. Hanlon aus ätherischem Öl besteht (siehe Botanical Gazette LXXXII, 2, plate XV, Fig. 13). In den letzten Figuren der Entwicklungsreihe sind eine ganze Anzahl dieser Zellen vorhanden. Ich habe nur die zuerst entstandenen herausgegriffen. An Thalli von der in Fig. 22 dargestellten Größe ist noch keine Spur von Luftkammerbildung zu beobachten. Erst nachdem der Thallus die zwei- bis dreifache Größe gewonnen hat, bilden sich unter der Scheitelbucht die ersten Kammern aus. Sie treten zuerst vereinzelt auf und erzeugen daher noch nicht die Felderung, die dadurch zustande kommt, daß Luftkammer an Luftkammer stößt, und die den älteren Thallus auszeichnet. Zuerst sind die Luftkammern viel kleiner als im erwachsenen Thallus, meist in der Längsrichtung des Thallus gestreckt und lassen größere, ungekammerte Zellkomplexe zwischen sich. Von den zahlreichen Rhizoiden, die der Thallus auf der Unterseite ausbildet und die ihn fest mit dem Substrat verwurzeln, ist bei der Beobachtung senkrecht von oben nichts zu sehen. Es sind auch in den letzten Stadien unseres Entwicklungsganges nur glatte Rhizoiden vorhanden. Die mit Zäpfchen ausgestalteten treten erst auf, wenn der Thallus den höchsten Grad von Differenzierung erreicht, dessen er überhaupt fähig ist. Über die Figg. 17, 18 und 19 ist wenig hinzuzufügen, da die Zellfolge aus den Zeichnungen abgelesen werden kann. In der Scheitelbucht liegen jetzt zwei Schleimhaare. Die Bucht hat sich von Fig. 19 nach Fig. 20 auf das Doppelte verbreitert und läßt schon die Bildung eines Mittellappens erkennen, der in Fig. 21 ganz deutlich wird. In der letzten Fig. (22) hat sich der Mittellappen ebensoweit vorgeschoben, wie die Seitenlappen. In beiden Scheitelbuchten werden Schleimhaare sichtbar. Der Anteil der von den sieben Segmenten abstammenden Zellen am Thallus tritt in den letzten Figuren immer mehr zurück. Selbst Segment VI ist weit von der Scheitelbucht entfernt.

Ich möchte an dieser Stelle darauf hinweisen, welch unbrauchbare Resultate bei dem Versuch, einen älteren Thallus zu analysieren, erzielt würden. Daß eine nachträgliche Analyse der Wachstumsvorgänge älterer Thalli von Marchantia an denjenigen Objekten nicht möglich ist, bei denen die Scheitelzelle früh abgedrängt wird, ergibt sich ohne weiteres aus den Figg. 11e und 15f der Taf. III und aus Fig. 15 der Taf. IV. Aber auch

die Keimlinge, deren Segmente ganz regelmäßig gebildet werden und deren Scheitelzelle in der Scheitelbucht aufgeteilt wird, lassen sich schon in frühen Stadien nicht mehr einwandfrei analysieren, da die Phase, in der die Scheitelzelle sich nach Abscheidung ihres letzten Segments aufteilt, nachträglich kaum richtig erkannt werden kann (Fig. 14a, Taf. III und Fig. 12a, Taf. Va). Ganz unmöglich wird das Analysieren des Thallus in den Stadien der Figg. 20—22 der Taf. Vb und Vc. Wenn man nicht die Bildung der Segmente aus der Scheitelzelle von Marchantia und ihre Aufteilung unmittelbar verfolgt, kann man keine brauchbare Analyse erzielen.

2. Wanderung der Randpunkte des Thallus.

Um einen besseren Einblick in die Wachstumsverhältnisse des Marchantiathallus zu bekommen, habe ich die Bahnen der Randpunkte, wie Döpp in seiner Arbeit über Polypodiaceenprothallien (1927), an einer Entwicklungsreihe verfolgt. Ich wählte die in Taf. III Figg. 1a bis 14a abgebildete, wobei ich die ersten Stadien wegließ und andererseits ein oben nicht abgebildetes Stadium in die Reihe einschob. Indem ich mit der größten Zeichnung anfing, legte ich immer die nächstkleinere so auf die größere, daß die Bilder der ältesten Thalluszellen genau zur Deckung kamen. Nachdem die Zeichnungen so befestigt worden waren, daß sich die einzelnen Blätter nicht mehr gegeneinander verschieben konnten, wurden auf einen darübergelegten Bogen Pauspapier die Umrisse aller Zeichnungen übertragen. So entstand die Fig. 1. Je näher wir dem basalen Ende des Thallus kommen, desto besser decken sich die Bilder, und da später auch das Breitenwachstum ganz gering ist, so haben verschiedene der Figuren annähernd denselben Querdurchmesser. Das Hauptwachstum findet in der Längsrichtung statt. Ich habe die Randpunkte der Hauptsegmentwände von einer Figur zur anderen gehend aufgesucht und mit Hilfe der zusammengehörigen Punkte Kurven konstruiert, die mit dicker, kontinuierlicher Linie in die Figur eingetragen sind und mit 1—7 bezeichnet wurden. Wenn man von kleinen Verbiegungen der Kurven absieht, kann man deutlich feststellen, daß sich die Punkte anfangs fast nur vorwärts schieben und erst nachher immer stärker nach rechts bzw. links abgedrängt werden. So kommt das fächerförmige Auseinanderspreizen der Kurven zustande. Zwischen die Kurven, die die Randpunkte der Hauptsegmentwände verbinden, habe ich noch andere, willkürlich ausgewählte Bahnkurven eingeschoben. Die Signatur - - - ist für die Verbindungslinie der Randpunkt der ersten Antikline innerhalb eines Segments gewählt worden. Entsprechend ist die Kurve der Rand-

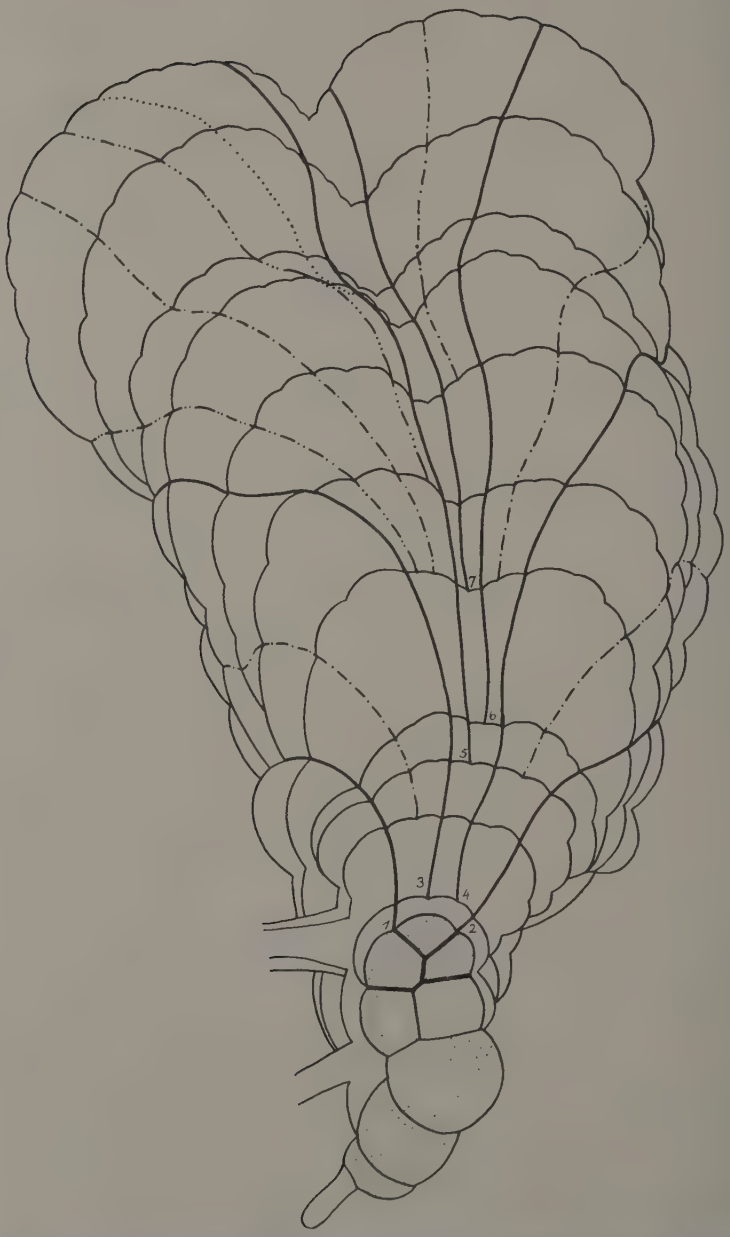


Fig. 1. Marchantia polymorpha L. Wanderung der Randpunkte eines Keimlings. Vergr. 355mal.

punkte der zweiten Antikline innerhalb eines Segments mit ------, der dritten Antikline mit ..... und der fünften Antikline mit ..... bezeichnet worden.

3. Zellbau und Zelldifferenzierung.

Die Zellen junger Marchantiathalli zeigen Differenzierung in Assimilationszellen und Rhizoiden. Die Assimilationszellen besitzen eine große Zahl von Chloroplasten. Ihr Cytoplasma ist auch im gefärbten Präparat schwer zu erkennen. Dagegen wird der Kern, der die Größe der Plastiden hat und einen großen Nukleolus besitzt, besonders in teilungsfähigen Zellen gut sichtbar. In den Rhizoiden erkennt man nur in den ersten Stadien einige Chloroplasten, die sich rasch in Leukoplasten umwandeln, eine große Vakuole, einen feinen Cytoplasmabelag auf der Innenseite der Membran und einen Kern, der an der Spitze liegt, wo allein Wachstum stattfindet.

Am älteren Thallus (Fig. 22, Taf. Vc) haben wir schon auf die kleinen, ätherisches Öl enthaltenden Zellen nahe dem Thallusrande hingewiesen. Außerdem fallen hier die langgestreckten Zellen in der Mediane des ausgewachsenen Thallusteils auf. Sie besitzen ebenso wie die anderen Zellen viele Plastiden, die hier so dicht unter den die Oberfläche bildenden Membranen liegen, daß sie sich gegenseitig abplatten. Sie scheinen schon eine gewisse Leitungsfunktion zu übernehmen. Stoffleitung wird nötig, da von den in der Mediane auf der Thallusunterseite sitzenden Rhizoiden aus auch die Randzellen versorgt werden müssen.

4. Räumliche Verhältnisse.

Nachdem wir bis jetzt nur die Oberflächenansicht berücksichtigt haben, wollen wir noch auf die räumlichen Verhältnisse eingehen. Der Marchantiathallus ist in der Regel in seinem mittleren Teil schon zweischichtig, während die primäre Scheitelzelle noch Segmente abscheidet. Da man auf Längsschnitten durch erwachsene Thalli regelmäßig eine zweischneidige, sekundäre Scheitelzelle findet, die abwechselnd nach oben und nach unten Segmente abschneidet und deren Lage also um 90° gegen die primäre Scheitelzelle des jungen Keimlings gedreht ist, fragt es sich, ob sich die beiden Scheitelzellen in ihrer Funktion ablösen, oder ob die sekundäre Scheitelzelle erst in einem Stadium gebildet wird, in dem die primäre längst aufgeteilt worden ist. Ich habe zur Untersuchung dieser Frage Mikrotomlängsschnitte durch Thalli gemacht, deren primäre Scheitelzelle vor ganz kurzer Zeit Aufteilung erfahren hatte. Die Methode, mit der mir dies gelang, habe ich oben in dem

Abschnitt Fixierung und Färbung geschildert. Fig. 2 zeigt in räumlicher Darstellung die Verhältnisse am jungen Thallus. Der Längsschnitt ist median durch die aufgeteilte Scheitelzelle geführt. Die Hauptsegmentwände (1,1; 2,2; 3,3) und die ersten Teilungswände innerhalb des Segments (a, a; b, b) sind durch verstärkte Linien angedeutet. Auf dem Längsschnitt erkennt man, daß der Thallus bis auf die der Scheitel-

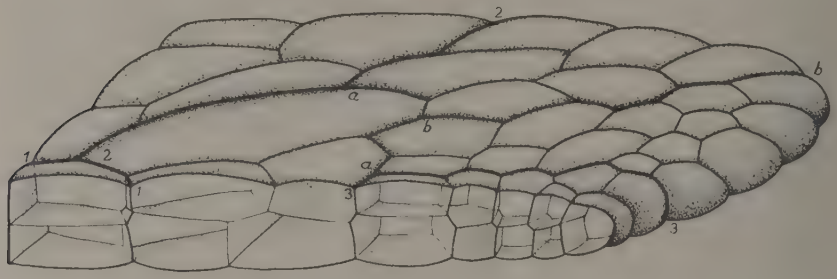


Fig. 2. Marchantia polymorpha L. Schematisierte räumliche Darstellung eines längsgeschnittenen jungen Thallus. Vergr. 710mal.

kante angehörige Zelle zweischichtig ist und daß sich offenbar regelmäßig Horizontalwände einschieben, nachdem die Vertikalwände angelegt sind. Von der sekundären Scheitelzelle ist noch nichts zu erkennen. Sie muß demnach erst in einem späteren Entwicklungsstadium angelegt werden.

Je älter der Thallus wird, umso dicker wird er und umso abschüssiger seine Scheitelbucht. Bei Beobachtung von oben erscheint

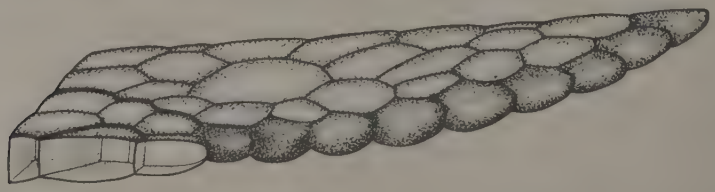


Fig. 3. Marchantia polymorpha L. Schematisierte räumliche Darstellung nach einem Längsschnitt durch die eine Scheitelbucht des gegabelten Thallus. Vergr. 710mal.

daher das Zellnetz verzerrt. Zur Ergänzung der Flächenzeichnungen (Taf. V c) mögen die räumlichen Figuren 3, 4 und 5 dienen. Fig. 3 stellt einen kleinen Ausschnitt aus einem gegabelten Thallus dar. Der Längsschnitt wurde durch die eine Scheitelbucht geführt und zeigt, daß die Zellen nahe der Bucht noch keine Horizontalteilung erfahren haben. Auch die Randzellen des Lappens haben noch keine Horizontalteilung

durchgemacht. In Fig. 4 ist ein gegabelter Thallus so quer geschnitten worden, daß die Thalluslappen rechts und links und der Mittellappen angeschnitten sind. Der Schnitt ist nicht ganz senkrecht zur Mediane geführt, so daß der in der Figur rechts gelegene Thalluslappen, der tiefer angeschnitten wurde, größtenteils zweischichtig, während der Lappen links durchweg noch einschichtig erscheint. Der Mittellappen ist ebenfalls an dieser Stelle noch einschichtig, aber schon auf dem nächsten tiefer geführten Serienschnitt trat Zweischichtigkeit auf. Man kann an Fig. 4 gut den Abfall der Oberfläche nach den beiden Scheitelbuchten hin verfolgen. Die Hauptteilungswände sind auch hier durch dickere Strichführung hervorgehoben. In Fig. 5 ist derselbe Ausschnitt in der Ansicht wiedergegeben, die zustande kommt, wenn wir uns die Fig. 4 um 90° gedreht denken. Der linke, einschichtige Lappen der Fig. 4 erweist sich nach hinten auch bereits als zweischichtig.

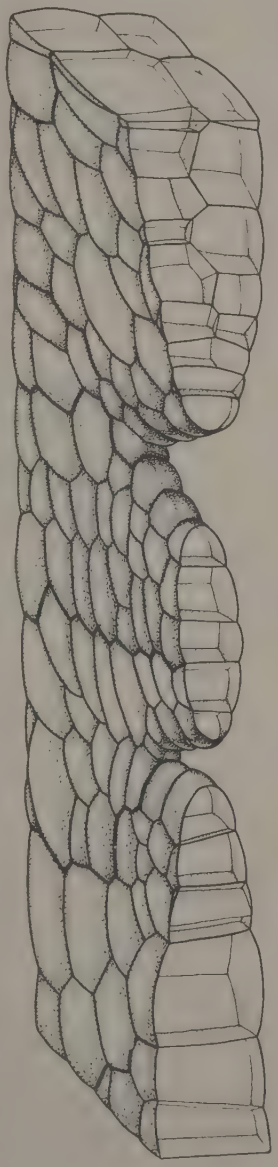


Fig. 4. Marchantia polymorpha L. Räumliche Darstellung eines Ausschnittes des gegabelten Thallus. Schematisiert. Vergr. 710 mal.

II. Plagiochasma rupestre (Forster) Stephani.

(Plagiochasma italicum [Sassi] de Notaris.)

a) Die Sporen und ihre ersten Keimstadien.

Auf frühere Beobachtungen über die Keimung von Plagiochasma habe ich eingangs hingewiesen und erwähnt, daß vor allem Plagiochasma rupestre (Forster) Stephani und das Synonym Plagiochasma Aitoni Nees daraufhin untersucht worden sind. Es standen mir aus dem hiesigen botanischen Garten Sporen von Pflanzen zur Verfügung, die unter dem Namen Plagiochasma rupestre und Plagiochasma italicum kultiviert wurden und

ich wählte deshalb die letzte Art, weil hier das Sporenmaterial reichlicher war und mir die Gewähr bot, die Untersuchung auch unter ungünstigen Umständen durchführen zu können. Aus Rabenhorsts Kryptogamenflora (1911, S. 254) ist zu ersehen, daß Plagiochasma rupestre und Plagiochasma italicum wohl identisch sind, und rupestre die ursprüngliche Bezeichung ist. Da es mir nicht gelang, trennende Merkmale für die beiden Arten zu finden, halte ich es für berechtigt, das untersuchte Material als Plagiochasma rupestre (Forster) Stephani zu bezeichnen.

Zum Unterschied von Marchantia polymorpha ist Plagiochasma ein Xerophyt. Die braunen Sporen sind 94 μ groß (Mittelwert aus 40

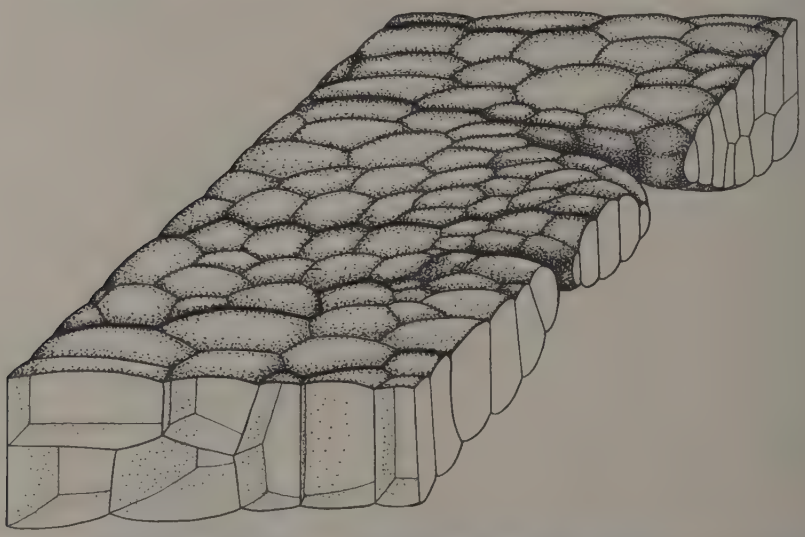


Fig. 5. Marchantia polymorpha L. Schematisierte räumliche Darstellung eines Ausschnitts des gegabelten Thallus. Vergr. 710mal.

Messungen), kugeltetraedrisch, und mit leistenartigen Auflagerungen versehen, die mit breiter Basis der Exine aufsitzen und in einen häutigen, gekerbten Rand auslaufen. Durch diese Auftreibungen, die Goebel als Perinium bezeichnet hat (Organographie 1915, S. 759) und die nur an einzelnen Stellen mit dem eigentlichen Exospor verwachsen sind, im übrigen Hohlräume bilden, bekommt die Haut der Außenfläche der Sporen eine Art Felderung, und zwar bestehen die Felder aus kreisförmigen, kleinen Flächen, die durch breite Zonen der beschriebenen, vorspringenden, mit kleinen Wärzchen und Zäpfchen versehenen Leisten getrennt sind. Die Berührungsflächen mit den

Nachbarsporen sind nicht deutlich abgegrenzt. Sie zeigen auch die Felderung, nur ist die Regelmäßigkeit nicht so groß und an den Schnittlinien der Flächen tritt die Leistenbildung manchmal stärker hervor. Den Inhalt der Sporen kann man wegen der dicken, dunkel gefärbten Haut nicht erkennen, wohl aber schimmern die Chloroplasten etwa 8 Tage nach der Aussaat, deutlich durch die schwach gedehnten Membranen. Ein Teil der Reservestoffe besteht aus Öl. Die Sporen sind im Vergleich zu denen von Marchantia mit größeren Mengen von Reservestoffen ausgerüstet, die dem Keimling gestatten, auch unter ungünstigen Bedingungen die erste kritische Periode zu überstehen. Tatsächlich waren die Plagiochasmasporen viel weniger anspruchsvoll, was das Nährsubstrat anbetraf, und ich konnte aus den Sporen Keimlinge ziehen sowohl auf Agar, der mit Meyerscher oder Knopscher Nährlösung durchsetzt war, als auch auf mit Nährlösung getränkter Kieselgallerte.

Die eigentliche Keimung, d. h. die Bildung eines Keimschlauchs geschah durchschnittlich 10—12 Tage nach der Aussaat, nachdem sich die Spore etwas vergrößert hatte. Daß der Keimschlauch nicht immer nach Aufreißen der Schnittlinien der Berührungsflächen der Sporen mit den drei Nachbarsporen sich vorstreckte, sondern daß ganz beliebige Stellen der Membran gesprengt wurden, habe ich beobachten können. Meistens kommt das Rhizoid seitlich am Keimschlauch zum Vorschein. Doch gibt es von dieser Regel viele Ausnahmen. Manchmal wird überhaupt kein Rhizoid vom Keimling im ersten Entwicklungsstadium gebildet (Taf. VII Figg. 1b bis 15b). Der Keimschlauch wächst auf jeden Fall dem Lichte zu und kann bei Lichtmangel sehr lang werden. Mit der Anlage der ersten Querwand ist das Fadenstadium meist beendet und es beginnt Zellflächenbildung. Bei schlechten Lichtverhältnissen kann aus der Zellfläche erneut ein Faden hervorgehen, wie es Goebel bei Preissia, einer Plagiochasma habituell nahestehenden Form, beobachtet hat.

b) Thallusentwicklung.

1. Schilderung der Entwicklung mehrerer Keimlinge.

Wenden wir uns nun der Betrachtung eines Entwicklungsganges zu, wie er auf Taf. VI in den Figg. 1a bis 19a festgehalten ist. Zunächst sei eine knappe Übersicht gegeben. Nach der Bildung eines kurzen Keimschlauchs (Figg. 1a, 2a) wird die vorderste Zelle kreuzweise längs geteilt (Fig. 3a). Damit ist eine Zellfläche gebildet worden, die sich senkrecht zur Richtung des Keimschlauchs vergrößert. Anfangs erfahren alle Quadrantenzellen gleichmäßige Vergrößerung, dann

Plagiochasma rupestre (F.) St. Taf. VI, Figg. 1a bis 19a.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1a	19. 11. 28		11
2a	20. 11. 28		12
3a	21. 11. 28		13
4a	23. 11. 28		15
5a	25. 11. 28		17
6a	26. 11. 28		18
7a	28. 11. 28		20
8a	30. 11. 28	11^{00}	22
9a	1. 12. 28	17^{00}	23
10a	2. 12. 28	12^{00}	24
11a u. 11a'	3. 12. 28	11^{00}	25
12a u. 12a'	4. 12. 28	11^{00}	26
13a	5. 12. 28	11^{00}	27
14a	6. 12. 28	11^{00}	28
15a	7. 12. 28	16^{00}	29
16a	8. 12. 28	12^{00}	30
17a	9. 12. 28	12^{00}	31
18a	10. 12. 28	12^{00}	32
19a	11. 12. 28	11^{00}	33

wachsen und teilen sich zwei schneller und nach einiger Zeit tritt in einem der Quadranten eine zweischneidige Scheitelzelle auf (Fig. 4a), die in der Folge einige Segmente abschneidet (Figg. 5a, 6a) und früh aufgeteilt wird (Fig. 7a). Das Wachstum in den drei anderen Quadranten findet bald ein Ende. Bei diesem Keimling hat die Scheitelzelle vier Segmente gebildet. In den folgenden Figuren (8a bis 19a) finden nur noch Teilungen in Segment III, weiter noch in Segment IV und schließlich allein im Bereich der Scheitelzelle statt, bis das aus der Scheitelzelle hervorgegangene Gewebe den ganzen vorderen Teil des Thallus einnimmt (Fig 19a).

Diese kurze Darstellung soll nun durch eine Schilderung der Einzelheiten des Entwicklungsganges ergänzt werden. Fig. 1a zeigt eine Spore 11 Tage nach der Aussaat. Das Exospor ist schon aufgerissen und der Keimschlauch beginnt sich vorzuschieben. Dicht unterhalb der Rißstelle ist kurz vorher das erste Rhizoid durchgebrochen. In Fig. 2a hat sich der Keimschlauch, der in schräger Richtung nach oben gewachsen ist, durch eine Querwand geteilt und damit seine endgültige Länge erreicht. Das Rhizoid ist schon ins Substrat eingedrungen. Die erste Teilwand im Keimschlauch wurde angelegt, nachdem fast alle Chloroplasten in die knopfig angeschwollene Spitze gewandert waren. Hinter der Querwand ist der Keimschlauch fast ohne Plastiden. Trotzdem kann er noch Querteilungen ausführen. Die Oberfläche der ersten

Zellen zeigt bei Betrachtung mit dem Mikroskop eine ganz feine, körnige Auflagerung, während der ältere Thallus einen dicken, weißen Wachsüberzug mit bloßem Auge erkennen läßt, wie er auch vielen höheren Pflanzen eigen ist, die eines Verdunstungsschutzes bedürfen. Die körnige Auflagerung und der Wachsüberzug färben sich beide stark mit Sudan III. Es kann wohl keinem Zweifel unterliegen, daß sie aus demselben Stoff bestehen. In der folgenden Figur (3a) treten uns die Zellen der Fig. 2a als geteilt entgegen. Die untere hat eine Querwand erhalten, die obere ebenfalls eine Querwand, worauf ihre Deszendenten längs geteilt wurden, der untere durch eine Längswand in zwei Zellen und der obere zunächst durch drei Längswände in vier Quadranten (in Fig. 3a mit 1, 2, 3, 4 bezeichnet). Von den Quadranten sind 2 und 3 bereits weiter, beide in zwei Zellen aufgeteilt. Die Lage der Wände ist aus Fig. 3a zu entnehmen. Der endständige Zellquirl, die Keimscheibe, ist knopfförmig angeschwollen. Ihre Lage ist meist so, daß ihre Entwicklung mikroskopisch schwer zu verfolgen ist. Der aus einem der Quadranten hervorgehende Thallus legt sich mit fortschreitender Entwicklung von Rhizoiden immer mehr dem Substrat an. In der Regel fällt bald der Keimschlauch zusammen. Seine Reste und die der Sporenmembran werden von Bakterien und Pilzen zerstört. Wir gehen zu Fig. 4a über. Das stärkste Wachstum hat Quadrant 3 erfahren, in dem wir jetzt eine Scheitelzelle und zwei Segmente ausgebildet finden. Beide Segmente haben schon Querwände eingeschoben. Im Quadranten 2 ist eine zweite Wand gebildet worden, die senkrecht auf die erste trifft und der Quadrant 4 hat zwei Querteilungen ausgeführt. In der folgenden Figur (5a) ist jede der beiden Zellen unter der Keimscheibe durch eine Querwand zerlegt worden. Der Keimschlauch erscheint jetzt noch etwas mehr aufgerichtet, so daß die Keimscheibe unverkürzt von oben betrachtet werden kann. Die Quadranten 1 und 2 haben nur ihre Zellen vergrößert, im dritten Quadranten hat die Scheitelzelle Segment III abgeschnitten. Segment I hat auf die erste eine zweite, schiefe Wand aufgesetzt, so daß zwei basale Zellen und eine Spitzenzelle entstanden sind. Aus dieser haben sich zwei Tochterzellen gebildet. Segment II hat seine Spitzenzelle quer geteilt und im jüngsten Segment ist auch eine Querwand aufgetreten. Das gleiche gilt von der Spitzenzelle des vierten Quadranten. Durch diese Teilungsvorgänge kommt in kürzester Zeit die Vorwölbung der Lappen zu beiden Seiten der Scheitelzelle zustande, was für Plagiochasma in viel stärkerem Maße charakteristisch ist als für Marchantia. Fig. 6a zeigt, daß sich die Zellen der Scheitelregion rasch aufgeteilt haben. Betrachten wir zuerst Segment I, so

ist hier in der zweiten Zelle von der Spitze eine Längswand ausgespannt worden. In Segment II sind zwei schiefe Wände aufgetreten, dann ist die Spitzenzelle quer aufgeteilt worden. Auffällig ist ein dreieckiger Interzellularraum unter Segment IV (Fig. 6a). Zweifellos ist er dadurch zustande gekommen, daß sich die Membranen hier voneinander gelöst haben. Segment III hat seine basale Zelle aufgeteilt und seine Randzelle durch eine Antikline halbiert und die Scheitelzelle hat links ein viertes Segment abgeschnitten. In Fig. 7a hat Segment I keine Aufteilung mehr erfahren. Zwischen Hauptsegmentwand und der ersten Wand des Segments ist ein zweiter Interzellularraum gebildet worden. Der Interzellularraum zwischen Segment II und IV hat sich vergrößert, besitzt fünfeckige Form und reicht schon bis zur nächsten Querwand. Da der Thallus bald mehrschichtig wird, führen diese Grübchen nur bis zur tieferliegenden Zellschicht und scheinen eine primitive Art von Luftkammern darzustellen, die allerdings den komplizierten Kammern des ausgewachsenen Thallus sehr unähnlich sind und schon nach kurzer Zeit so flach werden, daß man sie nicht mehr für Kammern halten kann. Da diese Aufspaltungen mit großer Regelmäßigkeit längs den ältesten Wänden erfolgen, kann man mit ihrer Hilfe das Alter der Wände einwandfreier nachweisen, als es möglich wäre, wenn man den Grad der Verknickung als Kriterium benützte. Segment II hat sich stark konkav dem Scheitel zugekrümmt und die rechte Spitzenzelle nacheinander zwei schiefe Wände gebildet. Man kann deutlich den Absatz des im Wachstum stillstehenden, vierten Quadranten gegen Segment II erkennen. Segment III hat seine beiden Randzellen durch eine Antikline und eine Perikline geteilt. Die Aufteilung erreicht hier bei weitem nicht den Grad von Regelmäßigkeit, wie wir ihn bei Marchantia feststellen konnten. Segment IV ist quer geteilt und die Scheitelzelle ist durch eine Längswand halbiert worden. Die Aufteilung erfolgt also noch viel früher als bei Marchantia, und wir werden Beispiele kennenlernen, wo wir einen noch viel geringeren Grad von Segmentierung feststellen müssen. Von den beiden an die frühere Keimscheibe anstoßenden Zellen teilt sich die rechte (Fig. 7a). Damit ist hier die Wandbildung abgeschlossen. Wir brauchen also den Teil des Keimlings, der unterhalb der Keimscheibe liegt, nicht mehr zu berücksichtigen.

Hier scheint mir der passende Ort zu sein, auf die von Schostakowitsch gelieferte Beschreibung der Keimung einzugehen. Er findet, daß der Keimschlauch bald eine Querwand bildet und die abgeschnittene Spitzenzelle durch weitere Querwände in drei Zellen zerfällt, deren

hinterste die älteste ist und ungeteilt bleibt. Die mittlere spannt eine Längswand und später eine schiefe Wand aus, womit sie eine Rhizoidmutterzelle abschneidet. Die vordere Zelle liefert die Quadranten. Diesen Angaben kommt keine Allgemeingültigkeit zu. Ich habe nicht selten gefunden, daß die mittlere von drei auftretenden Querwänden die erste war und daß die beiden anderen sich etwa gleichzeitig in den Zellen vor und hinter ihr bildeten. Bei unserem Objekt führte die mittlere Zelle mehrere Teilungen aus. Ähnliches beobachtete ich auch sonst wiederholt, trotzdem die Feststellung schwierig ist, wenn der Keimschlauch fast vertikal zum Substrat steht. Abweichungen von der Entwicklungsart, die Schostakowitsch beschreibt, müssen also häufig vorkommen. Auch daß regelmäßig der Quadrant, der dem Rhizoid gegenüberliegt, die Pflanze hervorbringt, habe ich nicht bestätigt gefunden.

In Fig. 8a hat die Spitzenzelle von Segment I noch eine Teilung ausgeführt (vgl. Fig. 7a), wodurch eine knopfförmige Zelle abgeschnitten worden ist. Diese Zellen, die immer wieder an der Spitze von ausgewachsenen Segmenten auftreten, geben dem Thallus von Plagiochasma sein eigentümliches Gepräge. Segment II ist unverändert geblieben, dagegen hat Segment III in seinen vorgewölbten Randpartien Querwände eingeschoben und hat dadurch die Scheitelbucht verengert. Segment IV hat seine Spitzenzelle quer geteilt. Die rechte der beiden aus der Scheitelzelle entstandenen Zellen hat sich quer geteilt. An der Grenze zwischen Segment III und dem aus der Scheitelzelle entstandenen dreizelligen Komplex finden wir einen Interzellularspalt. In Fig. 9a sind nur noch in dem Bereiche der Segmente II, III und IV und der Scheitelzelle Wände neu gebildet. In der linken Randzelle von Segment III ist eine Wand aufgetreten. In Segment IV hat die Spitzenzelle eine Querwand eingeschoben, und an der Stelle, an der die erste Wand innerhalb des Segments und die Hauptsegmentwand (II, IV) sich treffen, ist ein kleiner Interzellularraum gebildet worden. Segment IV hat seine basale Zelle quer geteilt und im Bereich der Scheitelzelle hat die linke Hälfte die erste Teilung durch eine Querwand, die rechte die zweite durch eine Längswand vollzogen. Die Scheitelbucht ist stark verengt und die Spitzenzellen der Segmente II und IV links und III rechts berühren sich beinahe. In der nächsten Figur (10a) hat die linke Seite des Bereichs der früheren Scheitelzelle sich mächtig vorgewölbt und eine schräg verlaufende Wand gebildet. Die Randzellen des rechten Thalluslappens haben sich vergrößert. Der Übergang zu Fig. 11a macht einige Schwierigkeiten, denn die Verhältnisse im Bereich der Scheitelbucht sind schwer zu übersehen, weil die jüngsten Zellen

in perspektivischer Verkürzung erscheinen. Deshalb wurde diese Region in dreifacher Vergrößerung (11 a') zur Ergänzung beigefügt. Außerdem zeigen sich aber große Veränderungen, die hauptsächlich auf ein gesteigertes Wachstum in Segment IV zurückzuführen sind. Es hat seine Spitzenzelle stark verbreitert und eine Antikline eingeschoben, der dann rechts und links Periklinen gefolgt sind. Ferner ist die dem Segment benachbarte Zelle aus dem Bereich der früheren Scheitelzelle noch weiter vorgewachsen, so daß ihre den Thallusrand begrenzende Wand auf die Spitzenzelle von Segment IV aufstößt, während diese Wand noch in der vorhergehenden Figur an eine andere Zelle von Segment IV grenzte. Solche Verschiebungen werden noch manchmal bei Plagiochasma wiederkehren und sind nicht nur auf ungenaue mikroskopische Beobachtung zurückzuführen — obwohl das manchmal der Grund sein mag — sondern müssen als Eigentümlichkeit dieser Form gelten. Ich werde auf diesen Punkt weiter unten noch eingehen. Wir betrachten nun den Bereich der einstigen Scheitelzelle an Hand von Fig. 11 a'. Gehen wir von der ersten Teilwand der Scheitelzelle aus, so sind uns in der rechten Partie die Querwand und die auf sie treffenden Längswände bekannt. Hinzugekommen ist die schräge Wand in der linken Randzelle. In der linken Hälfte war eine Querwand und eine schräg verlaufende Längswand vorhanden, die linke Randzelle hat nunmehr Querteilung erfahren. Die erste der gebildeten Einsenkungen ist noch weiter der Spitze des Segments zu fortgeschritten, so daß zwei Interzellularräume beinahe verschmelzen. Dies ist auch in Fig. 12 a geschehen, die fast keine neuen Teilungen aufweist, wohl aber die Verhältnisse in der Scheitelbucht besser erkennen läßt, da sich die Zellen vergrößert haben (siehe auch Teilfig. 12 a'). In Fig. 13 a hat sich die einstige Scheitelzelle beträchtlich vergrößert. Die rechte Hälfte hat besonders in ihren Randzellen vielfache Aufteilung erfahren, und zwar sind den jüngsten Querwänden links eine Längswand, rechts zwei Längswände und eine schiefe Wand gefolgt. In der linken Hälfte hat die rechte Randzelle eine Längswand bekommen, während die linke durch eine schiefe Wand geteilt wurde. In Segment IV hat sich längs der Hauptsegmentwand (IV, S) an zwei Stellen ein Interzellularraum gebildet. Die vorderste der drei Randzellen hat Längsteilung erfahren. In Segment III hat die linke Randzelle auf die Perikline zwei schiefe Wände gesetzt. In Fig. 14 a hat sich — wenn wir das Gebiet der Scheitelbucht von rechts nach links durchgehen — der rechte Lappen stark vorgewölbt. Im Inneren sind mehrere Wände aufgetreten und eine Randzelle ist quer, eine zweite längs geteilt worden. Weiter links folgen drei Randzellen, die gleichzeitig quer geteilt worden

sind. Auf der linken Flanke finden wir eine neue Längswand. Fig. 15a bietet uns die rechten Randzellen der Scheitelbucht unverändert, dagegen sind in zwei Randzellen der linken Seite Querwände aufgetreten. In Fig. 16a finden wir im rechten Teil der Bucht in einer Randzelle eine schiefe neue Wand, in der linken Hälfte drei Randzellen, von denen die erste eine schiefe, die andere eine Querwand, die dritte eine Längswand gebildet haben. In den Segmenten ist jede Teilung unterblieben. Die linke Thallusseite erscheint in der Figur etwas verschmälert, da sich diese Flanke nach dem Substrat hinneigt. Dies wird in Fig. 17a noch deutlicher und besonders die Randzellen von Segment IV verlieren ihre Größe. Auch der dort befindliche Interzellularraum ist ganz schmal geworden. Ebenso sind die Randzellen von Segment III stark verschmälert. In der Scheitelbucht sind hauptsächlich Antiklinen aufgetreten, und jetzt scheint sich das Wachstum strenger an die Gesetzmäßigkeit des Wechsels von Antiklinen mit Periklinen zu halten. Im weiteren Wachstumsverlauf sind die einzelnen Zellen größer geworden, Teilungen haben kaum stattgefunden (Fig. 18a). In der letzten Figur (19a) nimmt die einstige Scheitelzelle die ganze Breite des Thallus ein. Die Segmente sind vollständig zur Seite gedrängt. Die Scheitelbucht ist ganz flach geworden und besitzt ziemlich große Randzellen. Das beschriebene ist das einzige von mir beobachtete Objekt, das die Zellen der Bucht in diesem Stadium unverkürzt zeigt. Wie ich schon oben schilderte, werden die luftkammerartigen Einsenkungen der Thallusoberfläche nach kurzem Wachstum sehr flach. Dies ist auch schon in den letzten Stadien der Entwicklungsreihe so, und man würde in den letzten Figuren die Interzellularräume schwer als solche erkennen, da das darunterliegende Gewebe den Raum ausfüllt. Alle Zellen des Plagiochasmathallus sind auf ihrer Oberfläche viel mehr gebuckelt als Marchantia, so daß sie sich vielfach teilweise überdecken. Die Zellwände sind häufig schwer zu erkennen. Man sieht auch nicht so deutlich wie bei Marchantia die Chloroplasten an den Wänden angeordnet, da der dicke Thallus genaue Beobachtung des Zellinhalts unmöglich macht.

Dem nächsten Entwicklungsgang eines Plagiochasmakeimlings (Taf. VI, Figg. 1b—19b) will ich eine kurze Übersicht vorausschicken. In Fig. 1b ist schon die Keimscheibe gebildet. Der kurze Keimschlauch entzieht sich der Beobachtung, weil er beinahe senkrecht steht und daher durch die Keimscheibe fast verdeckt wird. In den Figg. 2b bis 7b erkennt man im dritten Quadranten die Tätigkeit einer zweischneidigen Scheitelzelle an der Bildung von drei Segmenten. In Fig. 8b ist die Scheitelzelle aufgeteilt und wird im weiteren Entwicklungsverlauf aus

Plagiochasma rupestre (F.) St. Taf. VI, Figg. 1b bis 19b.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1b	11. 3. 29	11^{00}	16
2b	11. 3. 29	20^{00}	16
3b	12. 3. 29	10^{30}	17
4b	12. 3. 29	19^{00}	17
5b	13. 3. 29	10^{00}	18
6b	13. 3. 29	19^{00}	18
7b	14. 3. 29	10^{00}	19
8b	14. 3. 29	19^{00}	19
9b	15. 3. 29	10^{00}	20
10b	15. 3. 29	19^{00}	20
11b	16. 3. 29	10^{00}	21
12b	16. 3. 29	20^{00}	21
13b	17. 3. 29	11^{00}	22
14b	18. 3. 29	11^{00}	23
15b	19. 3. 29	12^{00}	24
16b (16b')	20. 3. 29	21^{00}	25
17b (17b')	21. 3. 29	10^{00}	26
18b (18b')	22. 3. 29	16^{00}	27
19b	24. 3. 29	13^{00}	29

der Scheitelbucht nach links abgedrängt. Mit fortschreitender Verdickung des Thallus wird die Beobachtung eines Teils der Randzellen fast ganz oder ganz unmöglich. So verschwindet z. B. die Fig. 18b links von der Scheitelbucht an der mit *o* bezeichneten Stelle der Thallusrand hinter Zellen, die in Form eines Buckels aus dem Rücken des zweiten Segments hervorgehen. Der linke, aus der Scheitelzelle hervorgegangene Zellkomplex, erscheint daher so, als ob er aus zwei Komplexen bestände (S_1 und S_2 der Fig. 18b). Auch in der Scheitelbucht der Fig. 19b ist ein Teil der Randzellen des Thallus entweder nicht oder nur stark verkürzt zu sehen, da der Thallus steil zum Rande abfällt. Dieser Übersicht des Entwicklungsganges lassen wir eine ausführlichere Beschreibung folgen.

In Fig. 2b ist der Quadrant 1 den anderen um einen Teilungsschritt voraus. Es haben sich in allen Quadranten zuerst Wände, die parallel der ersten Wand der Keimscheibe (*a, a*) laufen, gebildet, und dann hat sich jeweils die größere der beiden Zellen in den Quadranten 1, 2 und 3 quer geteilt. Man kann bis jetzt noch nicht erkennen, welcher der Quadranten die Führung übernehmen wird, und wenn ich die Teilungen im dritten Quadranten als Scheitelwachstum deute, so tue ich das auf Grund meiner Beobachtungen über die weitere Entwicklung. In Fig. 3b hat der Quadrant 3 schon den ersten Quadranten in der Aufteilung eingeholt. Er besteht aus zwei Segmenten und einer Scheitelzelle. Quadrant 4 hat eine zweite, schiefe Wand gebildet und

wird sich bald an der Überwölbung der Scheitelregion beteiligen. Erst jetzt hat sich ein Rhizoid aus der Spore entwickelt. Die folgende Figur (4b) bringt wenig Neues hinzu und in Fig. 5b scheint das Wachstum in der Scheitelregion geradezu erloschen, während sich in den anderen Quadranten Aufteilung zeigt, so daß die Quadranten 2 und 4 je vier Randzellen besitzen. Wir berücksichtigen künftig die Spore mit dem Keimschlauch nicht mehr, da beide mehr oder weniger von den aus der Keimscheibe stammenden Zellen verdeckt werden und nichts Neues mehr bieten. In Fig. 6b hat nach langer Pause die Scheitelzelle Segment III abgeschnitten, im Segment I hat sich die basale Zelle quer geteilt, und in Fig. 7b hat die Randzelle von Segment II schiefe, die Basalzelle Längsteilung erfahren, während Segment III die erste Querwand gebildet hat. Zwischen der basalen Zelle von Segment II und und dem vierten Quadranten ist die erste Interzellularspalte aufgetreten. Fig. 8b bringt die Aufteilung der Scheitelzelle und die Bildung einer Längs- und einer Querwand in der Randzelle von Segment II, wie auch die Querteilung der Spitzenzelle von Segment I. In Fig. 9b bemerken wir einen zweiten Interzellularspalt zwischen Segment I und II. Teilungen sind kaum aufgetreten, dagegen finden wir in Fig. 10b einige neue Wände, z. B. eine Längswand in der Randzelle von Segment III, zwei neue Wände in der basalen Zelle von Segment I. Die Scheitelregion ist jetzt deutlich eingesenkt und in dem Stadium, in dem die Beobachtung schwerer wird. Man beachte auch die Vergrößerung der beiden ersten Interzellularräume und das Entstehen eines dritten innerhalb von Segment II. In Fig. 11b hat die Spitzenzelle von Segment II eine Bogenwand und dann eine Längswand angelegt. Die Spitzenzelle von Segment I hat sich längs und die rechte Teilzelle antiklin geteilt, und die Spitzenzelle des vierten Quadranten hat zwei Querwände gebildet. Die folgende Figur (12b) bringt eine zweite Längswand in der Randzelle von Segment III und die Querteilung der Spitzenzelle im Bereich der ehemaligen Scheitelzelle zur Darstellung. In der Spitzenzelle von Segment II ist eine schiefe Wand aufgetreten. Außerdem haben sich die Interzellularspalten vergrößert. In der folgenden Figur (13b) sind sämtliche Randzellen von Segment III quer geteilt worden, und die mittlere Randzelle im Bereich der früheren Scheitelzelle hat auf eine Bogenwand eine Längswand folgen lassen. Da die Figuren in kurzen Zeiträumen nacheinander aufgenommen wurden, kann man ohne Mühe die neu gebildeten Wände erkennen. Fig. 14b zeigt uns eine starke Vorwölbung der Thalluslappen. Die rechte Spitzenzelle von Segment II hat sich längs, die Spitzenzelle von Segment I quer geteilt. Im Segment III ist in

den beiden äußeren Randzellen eine Längswand, in der mittleren eine Querwand gebildet worden. Die Bildung von Interzellularen findet von nun ab auch auf der gegen die Scheitelkante abschüssigen Fläche des Thallus statt. Man sieht sie aber selbstverständlich nicht mehr senkrecht von oben, sondern weniger oder mehr im Profil. Der Interzellularspalt (x in Fig. 14b) liegt im Profilansicht am Rande des Thallus links von der Scheitelbucht. In Fig. 15b ist die riesige Interzellularspalte zwischen den Abkömmlingen von Quadrant 4 und Segment II bemerkenswert, die nun fast bis an den Rand des Thallus reicht. Weitere Aufteilung ist in den Randzellen des Segments III erfolgt, und hier ist auch bereits in den früheren Figuren ein Interzellularspalt entstanden, der sich ein Stück längs der Hauptsegmentwand zwischen Segment I und III hinzieht und weit ins Segment III vorspringt. Die ehemalige Scheitelzelle ist ganz nach links abgedrängt, während Abkömmlinge von Segment III die Scheitelbucht ausfüllen. In der nächsten Figur (16b) kommt die starke Verkürzung der Randzellen in der Bucht zum Ausdruck. Deshalb ist die Scheitelbucht in der dreifach größeren Teilzeichnung 16b' besonders wiedergegeben. In dem aus der Scheitelzelle entstandenen, links von der Scheitelbucht liegenden Bereiche, in der Mitte der Scheitelbucht und an ihrem rechten Rande lassen sich die Randzellen des Thallus immer schwieriger beobachten. Zum Teil werden sie durch Zellen, die der Rückenfläche des Thallus angehören, ganz verdeckt. Der Thallus ist dick und sein Vorderrand abschüssig geworden. Der Interzellularraum in Segment III hat sich mächtig vergrößert. Noch ungünstigere Verhältnisse für die Beobachtung der Scheitelbucht bietet Fig. 17b, in der eine nicht mehr angebbare Zahl von Randzellen sich überhaupt der Beobachtung entzieht. Die Zellen, die bei Oberansicht am Rande zu liegen scheinen, sind nicht die eigentlichen Randzellen. Dasselbe gilt auch für die Figg. 18b und 19b. Es ist infolgedessen nicht mehr möglich, allein durch Betrachtung von oben die Vorgänge am Scheitel aufzuklären.

Es soll nun die Schilderung eines Entwicklungsganges folgen (Taf. VII, Fig. 1a bis 22a), bei dem, um es vorwegzunehmen, die aus dem mit 3 bezeichneten Quadranten hervorgegangene Scheitelzelle nach Bildung zweier Segmente (I und II) auf die Seite gedrängt wird. Im Segment I bildet sich die Scheitelbucht aus. Es ist hier die Frage berechtigt, ob man überhaupt von einer Scheitelzellfunktion sprechen soll, und man kann Fellner verstehen, wenn er beim Studium der Keimung von Riccia glauca, deren Thallus von den Plagiochasma an Dicke übertrifft, sonst aber Ähnlichkeit zeigt, zu dem Schluß kommt,

Plagiochasma rupestre (F.) St. Taf. VII, Figg. 1a bis 22a.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1a	10. 3. 29	12^{00}	15
2a	11. 3. 29	10^{00}	16
3a	12. 3. 29	10^{00}	17
4a	12. 3. 29	19^{00}	17
5a	13. 3. 29	10^{00}	18
6a	13. 3. 29	19^{00}	18
7a	14. 3. 29	10^{00}	19
8a	14. 3. 29	19^{00}	19
9a	15. 3. 29	10^{00}	20
10a	15. 3. 29	18^{00}	20
11a	16. 3. 29	10^{00}	21
12a	16. 3. 29	20^{00}	21
13a	17. 3. 29	10^{00}	22
14a	18. 3. 29	10^{00}	23
15a	19. 3. 29	10^{00}	24
16a	20. 3. 29	19^{00}	25
17a	21. 3. 29	11^{00}	26
18a	22. 3. 29	12^{00}	27
19a	23. 3. 29	17^{00}	28
20a	24. 3. 29	11^{00}	29
21a	25. 3. 29	10^{00}	30
22a	26. 3. 29	11^{00}	31

daß kein Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle vorliege. In Fig. 4a hat Segment I die erste Teilung vollzogen und in Fig. 5a finden wir Segment II neu gebildet. In den folgenden Figuren entsteht in den Zellen in Segment I die Scheitelbucht, während Segment II nnd die Scheitelzelle nach wenigen Teilungsschritten kaum noch Veränderungen erfahren.

Wir gehen nun zur Einzelbeschreibung über. In Fig. 1a durchbrechen Keimschlauch und Rhizoid gleichzeitig die Sporenmembran. In Fig. 2a ist schon die aus den vier Quadranten gebildete Keimscheibe vorhanden. Wir haben auch hier einen senkrecht nach oben gerichteten Keimschlauch, der von der Keimscheibe fast verdeckt wird. Die Wand a, a scheint die erste Wand der Keimscheibe zu sein. Auf sie haben sich die beiden Wände b, b aufgesetzt. Nennen wir den unteren der beiden der Spore zugekehrten Quadranten 1, den rechts anschließenden 2, den darüberliegenden 3 und den über 1 befindlichen 4, so können wir die nächte Figur (3a) leichter beschreiben. Quadrant 4 ist ungeteilt geblieben, während die anderen drei Quadranten die erste Teilung erfahren haben. Dadurch, daß die Keimscheibe noch nicht ganz in die Horizontallage gerückt ist, erscheint ihre erste Wand a, a in dieser Figur noch bogenförmig. Im Keimschlauch ist eine Querwand sichtbar. Nun setzt das Wachstum kräftig ein (Fig. 4a). Qua-

drant 4 hat sich quer, dann längs geteilt, während in Quadrant 1 auf die erste schiefe Wand eine zweite gefolgt ist. Außerdem hat die mittlere der drei Zellen sich geteilt. Quadrant 2 finden wir unverändert und im dritten Quadranten hat sich eine Längswand gebildet. In Fig. 5a hat sich im vierten Quadranten die Innenzelle quer geteilt. Im ersten Quadranten ist nochmals eine schiefe Wand aufgetreten. Im zweiten Quadranten sind die größere und kleinere Zelle quer geteilt worden, und die letzere hat ihre Randzelle durch eine Längswand geteilt. Quadrant 3 besitzt jetzt zwei Segmente und eine Scheitelzelle. Segment I läuft in der Teilung Segment II weit voraus und besteht schon aus vier Zellen, während Segment II noch ungeteilt ist. Da an Spore und Keimschlauch weitere Entwicklungsvorgänge nicht zu beobachten sind, so vernachlässigen wir sie in Zukunft und beobachten von jetzt ab nur noch die Keimscheibe. Die folgende Figur (6a) zeigt die Bildung einer Querwand im Segment II und einer Längswand in der linken Randzelle von Segment I und in der nächten Figur (7a) hat die rechte Randzelle von Segment I auch eine Antikline gebildet. Außerdem haben sich beide Innenzellen aufgeteilt. Im vierten Quadranten hat die rechte Randzelle sich zweimal geteilt und im zweiten Quadranten hat die an Quadrant 3 grenzende Randzelle eine Spitzenzelle abgeschnitten. In Fig. 8a finden wir starkes Wachstum in der Scheitelregion. Rechts von der eben kenntlich werdenden Scheitelbucht hat Segment I zwei Querteilungen, in der Scheitelbucht eine Längsteilung ausgeführt. Die Scheitelzelle hat weder Segmente mehr abgeschnitten, noch sonstige Aufteilung erfahren. Der Hauptzuwachs ist in Segment I erfolgt. In Fig. 9a hat Segment II seine Randzelle längs geteilt, und die Scheitelzelle hat eine kleine Spitzenzelle abgeschnitten und überwölbt die Scheitelbucht, in der links eine neue Querwand, rechts eine Längswand aufgetreten ist. Der Thallus ist breiter geworden, und an dem Kreuzungspunkt der ersten Wände der Keimscheibe ist ein Interzellularspalt aufgetreten, der sich schon in der nächsten Figur (10a) auf das Vielfache vergrößert hat. In der Scheitelbucht sind die beiden mittleren Randzellen quer geteilt worden, während in Fig. 11a die Randzellen der linken Seite Längsteilungen erfahren haben, so daß nun Segment I neun Randzellen besitzt. Eine nahe der Scheitelbucht liegende Innenzelle ist geteilt und der vordere Abkömmling von den umgebenden Zellen überwölbt worden, so daß er eingesenkt erscheint und gleich den Interzellularspalten eine Art Luftkammer bildet. Segment II hat seine Spitzenzelle parallel zur ersten Längswand des Segmentes aufgeteilt, und von den aus der Scheitelzelle hervorgegangenen zwei Zellen hat die größere Querteilung

erfahren. Wenn man den Umriß des Keimlings betrachtet, fallen die tiefen Einschnitte auf, die der Kreuzteilung der Keimscheibe entsprechen. In Fig. 12a wölben sich die Flanken von Segment I unter Aufteilung ihrer Zellen mächtig vor. In der Bucht ist links eine Randzelle quer, rechts eine längs geteilt worden. In Fig. 13a haben sich verhältnismäßig spät weitere Interzellularspalten gebildet, und zwar nur in dem aus dem dritten Quadranten hervorgegangenen Thallusteil.

An dieser Figur möchte ich auf einen eigentümlichen Verlagerungsvorgang hinweisen, der an den vier mit Zahlen versehenen Zellen im zweiten Quadranten besonders auffällig ist. Nach der Bildung der Wand zwischen Zelle 1 und 2 berühren sich die Zellen 1 und 4 (Fig. 10a). Man kann von Fig. 10a zu Fig. 12a eine fortschreitende Annäherung der beiden einander zugekehrten Ecken der Zellen 2 und 3 beobachten. In Fig. 12a ist die Berührung fast erreicht. In Fig. 13a haben die Zellen 2 und 3 eine Berührungsfläche, während 1 und 4 getrennt sind. Während des Überganges der einen Zellanordnung in die andere muß also das Wandstück, das in Fig. 10a, 11a und 12a zwischen den einander zugekehrten Ecken der Zellen 2 und 3 verläuft, längs der Mittellamelle durch deren Auflösung aufgespalten worden sein. Erscheinungen, wie die hier geschilderte, kommen auch bei Marchantia hin und wieder vor und sind bei der Differenzierung der Gefäße im Holz der Dikotylen sehr häufig. Fälle, wie der für Plagiochasma eben geschilderte, beweisen klar, daß aus dem Endzustand der Zellen 1—4 allein die Vorgänge, die zu ihm geführt haben, nicht erschlossen werden können und sie zeigen, wie vorsichtig man ganz allgemein mit Schlüssen aus dem fertigen Zustand auf die Entwicklung sein muß.

Fig. 13a zeigt gegenüber 12a fast keinen Fortschritt, dagegen sind in Fig. 14a verschiedene Längswände in den Randzellen der Scheitelbucht aufgetreten. Beachtenswert ist die rasche Vergrößerung der Interzellularspalten und die Verkleinerung des zuerst gebildeten, der nie die eigentliche Spaltform annahm. Interessant ist auch der Randeinschnitt zwischen Quadrant 2 und 3, der sich noch mehr vertieft, wodurch eine Innenzelle zur Randzelle wird. In Fig. 16a haben die meisten Randzellen der Bucht Periklinen gebildet und in Fig. 17a sind darauf Längswände und zum Teil schon wieder Querwände gefolgt. Überhaupt setzt das Wachstum nun sehr energisch ein. Das sieht man auch an dem Interzellularspalt der rechten Seite, der noch in der vorletzten Figur (15a) aus zwei kleinen bestand. Der Einschnitt zwischen Quadrant 2 und Segment I tritt noch schärfer hervor dadurch, daß sich der rechte Lappen riesig entwickelt hat.

Am hinteren Ende des Keimlings sind aus Zellen der unteren Schichten Rhizoiden gebildet worden. Die Spore würde nur noch halb sichtbar, der Keimschlauch ganz verdeckt sein, wenn wir sie darstellen wollten. Auch Fig. 17a läßt eine bedeutende Vergrößerung des Thallus erkennen, die weniger der Vermehrung der Zellenzahl als dem Wachstum der vorhandenen Zellen zuzuschreiben ist. In Fig. 18a zeigen die Buchtzellen schon die Verkürzung, die mit dem schrägen Abfall dieser Region zusammenhängt. Immerhin sind noch deutlich neue Längs- und Querwände erkennbar. Achten wir noch auf eine kleine, quadratische Randzelle des rechten Thalluslappens, die ich mit X bezeichnet habe. Sie ist in Fig. 19a dreieckig geworden und von der rechts sie begrenzenden Hauptwand abgerückt, so daß wieder eine Innenzelle Randzelle geworden ist. Die auf den ↑ gerichteten Ecken der Zellen 1 und 2 sind unter Aufspaltung der mit ↑ bezeichneten Wand gegen den Rand vorgerückt. Diese Figur zeigt auch noch in dem tiefen Einschnitt auf der linken Seite, der den Thalluslappen teilt, eine kleine Randzelle (0), die noch in der vorigen Figur (18a) Innenzelle war. Ihre in Fig. 18a nach außen gerichtete Ecke ist vorgewachsen und hat nach Aufspaltung der randwärts gerichteten Wand den Rand erreicht und sich abgerundet. Die Aufteilung der Scheitelregion ist besonders links sehr intensiv. In Fig. 20a macht die Beobachtung der Scheitelbuchtzellen schon Schwierigkeit. Längswände lassen sich immer noch leichter erkennen, weil sie den Rand einkerben, während einzelne Querwände zur Deckung kommen, weil die Thallusrückenseite steil zur Scheitelbucht abfällt. In den beiden letzten Figuren (21a, 22a) fällt uns auf, daß das Breitenwachstum mit dem Längswachstum Schritt hält. Die Thalli weichen daher in der Form von den langgestreckten bei Marchantia ab. Über Form und Verteilung der Einsenkungen auf der Rückenseite des Thallus unterrichtet ein Blick auf die Figg. 21a und 22a.

Beachten wir jetzt noch einmal den Verlauf der Quadrantenwände. Der Quadrant 1 bildet das hintere Ende. Er hat früh aufgehört zu wachsen, und seine Randzellen sind peripher gestreckt. Etwas größer sind die beiden seitlichen Quadranten 4 und 2 geworden. Sie haben für kurze Zeit noch am Wachstum teilgenommen und sind langgestreckt. Sie setzen sich deutlich gegen den aus Quadrant 3 entstandenen Thallusteil ab, der sie wie ein Keil auseinandergetrieben hat. Noch treten in dem Stadium, mit dem unsere Reihe abschließt, keine Schleimhaare in der Thallusbucht auf. Aber bei wenig größeren Exemplaren sind sie regelmäßig als mehrzellige Gebilde vorhanden, die in ihrem oberen Teil quer, im basalen auch längs geteilt sind, wovon ich mich am um-

gedrehten Thallus überzeugen konnte. Bald setzen auch die Gabelungsvorgänge ein, die ich aber nicht, wie bei Marchantia, beobachten konnte, weil die Zellen des Thallusrandes von oben nicht mehr ausreichend zu sehen sind.

Plagiochasma rupestre (F.) St. Taf. VII, Figg. 1b bis 15b.

Figur	Tag der Aufnahme	Uhrzeit	Alter in Tagen
1b	11. 3. 29	10^{00}	16
2b	11. 3. 29	20^{00}	16
3b	12. 3. 29	11^{00}	17
4b	12. 3. 29	19^{00}	17
5b	13. 3. 29	10^{00}	18
6b	13. 3. 29	19^{00}	18
7b	14. 3. 29	10^{00}	19
8b	14. 3. 29	19^{00}	19
9b	15. 3. 29	10^{00}	20
10b	15. 3. 29	19^{00}	20
11b	16. 3. 29	10^{00}	21
12b	16. 3. 29	20^{00}	21
13b	17. 3. 29	11^{00}	22
14b	18. 3. 29	11^{00}	23
15b	19. 3. 29	12^{00}	24

Zum Schluß schildere ich Untersuchungen über einen Keimling (Taf. VII, Figg. 1b bis 15b), dessen Scheitelzelle nach Bildung von drei Segmenten (Figg. 6b bis 11b) in der Scheitelbucht aufgeteilt wird (Fig. 12b). Da die Entwicklungsreihe nach der Aufteilung der Scheitelzelle nichts Besonderes mehr bot, verfolgte ich sie nicht weiter.

Zu den einzelnen Figuren wäre folgendes zu bemerken: Die Figg. 1b und 2b bieten gegenüber den früher geschilderten Fällen nichts Neues. In Fig. 3b ist die Endzelle des Keimlings halbiert. Die nächste Figur (4b) bringt schon die Aufteilung der Quadranten. Den größeren linken Teil bezeichnen wir wieder mit 1, den rechts anstoßenden mit 2, die beiden schmal erscheinenden mit 3 und 4 so, daß 4 über 1, 3 über 2 liegt. Quadrant 1 ist in der Teilung schon am weitesten voraus und besitzt schon zwei Randzellen und eine Innenzelle. Quadrant 2 hat einen Teilungsschritt ausgeführt, die anderen Quadranten sind noch ungeteilt. Vom Keimschlauch ist nichts zu erkennen, und Fig. 5b soll die letzte Figur sein, in der die Spore abgebildet ist. Hier hat Quadrant 4 sich geteilt, außerdem die Innenzelle des ersten Quadranten. Ungeteilt ist allein Quadrant 3, und doch ist er es gerade, der die Scheitelzelle bildet. In Fig. 6b ist in ihm die erste Teilung erfolgt. Wir beobachten eine Vergrößerung der Keimscheibe und eine dritte Randzelle im ersten Quadranten. In Fig. 7b

hat sich im ersten Quadranten die Zahl der Zellen nicht vermehrt, dagegen hat Quadrant 2 eine Zelle längs, dann einen der Abkömmlinge quer geteilt. Quadrant 3 hat eine Querteilung vollzogen, Quadrant 4 seine rechte Zelle quer und die Randzelle längs geteilt, während in der linken einer Längsteilung in einem Deszendenten Periklinenbildung folgte. In Fig. 8b interessiert uns Quadrant 3, der nun zwei Segmente gebildet hat. Segment I war schon quer geteilt (Fig. 7b), hierauf hat die Randzelle Längsteilung erfahren (Fig. 8b). In Fig. 9b sind in einigen Randzellen von Quadrant 4 Periklinen entstanden. Fig. 10b zeigt weitere Aufteilung und Vergrößerung von Quadrant 4. In der folgenden Figur (11b) hat sich in Quadrant 3 ein drittes Segment gebildet, das auch fast gleichzeitig mit dem zweiten seine erste Teilung erfahren hat. Segment I hat die Zahl seiner Randzellen verdoppelt. Alle Zellen, besonders die im vierten Quadranten haben sich vergrößert. In Fig. 12b hat sich verhältnismäßig wenig geändert, aber die Scheitelzelle ist aufgeteilt worden, und zwischen Segment I und III ist ein Interzellularraum entstanden. Segment II hat seine Spitzenzelle quer geteilt. Fast dasselbe Bild tritt uns in Fig. 13b entgegen. Die Randzellen von Segment I haben sich um zwei vermehrt, in den Quadranten 1, 2 und 4 ist das Wachstum fast erloschen. In Fig. 14b sind in Segment I an der Peripherie zwei Querwände gebildet worden, Segment II und III haben ihre Randzellen quer geteilt. Im Bereiche der Scheitelzelle ist die äußere Zelle längs geteilt worden. In der letzten Figur (15b) hat sich der Bereich der früheren Scheitelzelle verbreitert und bildet die Basis der Scheitelbucht. Die Segmente I und II übernehmen die Lappenbildung. Segment II spitzt sich zu und seine Spitzenzelle teilt sich quer. Segment I hat in seinem der Bucht zugekehrten Teil noch mehrere Teilungen ausgeführt. Im hinteren Teile ist die Aufteilung zum Stillstand gekommen. Zwischen Segment II und Quadrant 2 ist ein zweiter Interzellularspalt entstanden.

Am Schluß dieses Abschnitts möchte ich darauf hinweisen, daß bei Plagiochasma die nachträgliche Analyse insofern leichter ist, als die spaltenförmigen Einsenkungen der Thallusoberfläche längs den Hauptsegmentwänden zuerst entstehen. Auf Grund dieser Erkenntnis, die freilich auch kaum anders gewonnen werden kann, als durch fortlaufende Beobachtung, ist es möglich, in den Figg. 15a bis 19a der Taf. IV die Segmentwände nachträglich aufzufinden. Aber häufig liegen die Verhältnisse nicht so günstig, wie bei dem erwähnten Objekt. Sehen wir uns die letzten Figuren der Reihe 1a bis 22a der Taf. V daraufhin an, so werden wir hier keine auch nur annähernd stimmende Analyse nach-

träglich machen können. Auch für die Analyse der Objekte, bei denen im Bereich der ehemaligen Scheitelzelle die Scheitelbucht gebildet wird, besteht stets dieselbe Schwierigkeit wie für die Marchantiakeimlinge, so daß man nachträglich kaum feststellen kann, was noch Segment und was schon aufgeteilte Scheitelzelle ist.

2. Wanderung der Randpunkte des Thallus.

(Siehe dazu Fig. 6.)

Für Plagiochasma habe ich wie für Marchantia (siehe dort Näheres) die Bahnen der Randpunkte eines Entwicklungsgangs konstruiert (Taf. VI, Figg. 3a bis 19a mit Auslassung einiger Zwischenstadien). Die Übersichtlichkeit leidet hier etwas dadurch, daß die Scheitelbucht durch die von rechts und links hereinragenden Zellpartien etwa in der Mitte der Figur stark verengt ist und daß sich dort einige Linien überdecken und wenige Randpunkte fast aufeinander fallen. Ich habe die verdeckten Teile des Thallusrandes einmal mit - - - das andere Mal mit · · · bezeichnet, so daß diese Signatur nicht mit der der Bahnkurven der Randpunkte verwechselt werden kann. Die beiden in ununterbrochenen Linie gezeichneten Kurven rechts (1) und links (2) sind die Verbindungslinien der Randpunkte der Grenzlinien des Quadranten 3. Dann folgen im gleichen Liniensystem rechts die Verbindungslinie der Randpunkte der Hauptsegmentwände von Segment I und III (3), links die der von II und IV (4) (siehe dazu die Zeichnungen 3a bis 19a auf Taf. VI). Außerdem sind die Randpunkte der ersten Antikline innerhalb des Segments in zwei Segmenten zu einer mit · · · · bezeichneten Kurve verbunden. Dasselbe ist auch im Bereiche der ehemaligen Scheitelzelle geschehen. Außerdem sind hier noch die Randpunkte der zweiten zu einer mit · · · · · · bezeichneten und die der dritten Antikline zu einer mit · · · · · · · · bezeichneten Kurve verbunden worden. Die Kurven verlaufen bei diesem Beispiel für Plagiochasma sehr regelmäßig. Man muß sich darüber klar sein, daß die Figur nur einen Einzelfall veranschaulicht und daß jede weitere daraufhin untersuchte Pflanze ihre Eigenart haben würde. Aber allgemein läßt sich hier genau wie bei Marchantia feststellen, daß die Randpunkte anfangs nach vorn wandern, bis sie im Bogen nach der Seite abgedrängt werden.

3. Räumliche Verhältnisse.

In noch viel stärkerem Maße als für Marchantia gilt für Plagiochasma, daß mit dem Studium der Oberfläche des Keimlings keine umfassende Einsicht in die anatomischen Verhältnisse des Thallus gewonnen werden kann. Ich habe schon oben erwähnt, daß man sich den Keimling vom

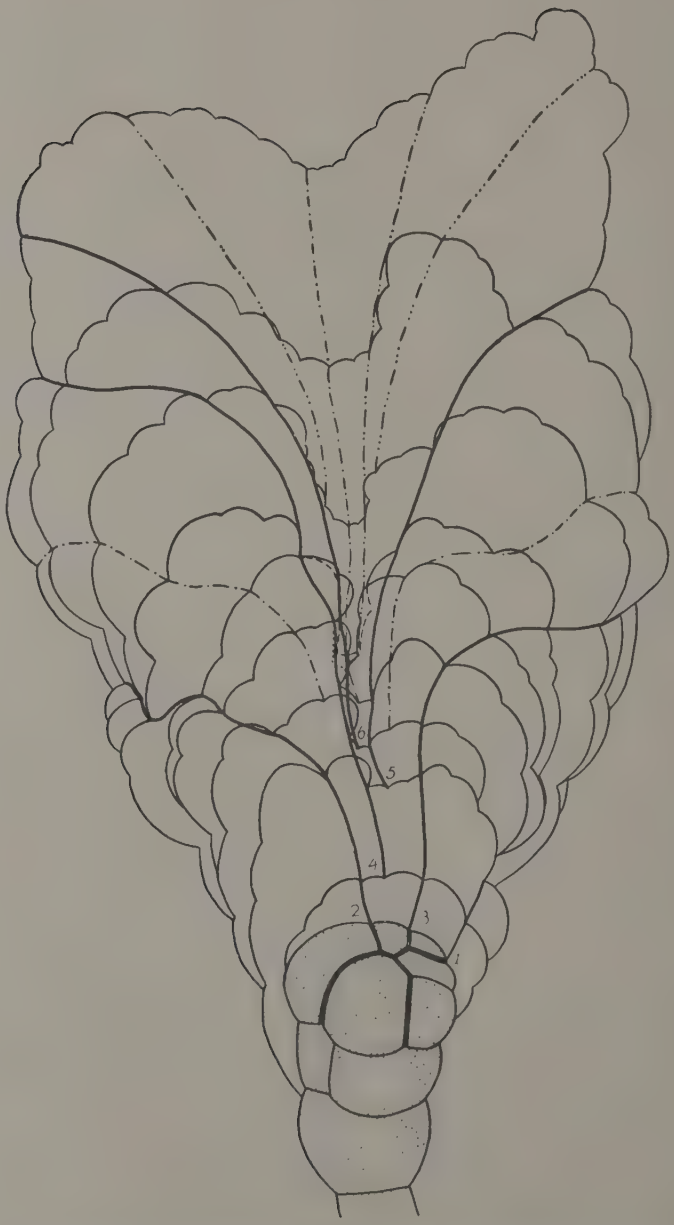


Fig. 6. Plagiochasma rupestre F. St. Wanderung der Randpunkte eines Keimlings. Vergr. 355 mal.

Stadium der Keimscheibe an mehrschichtig zu denken habe. Die Frage, wann eine oder mehrere nach oben und unten Segmente abgliedernde Scheitelzellen auftreten, muß auch hier beantwortet werden, da man sie an älteren Thalli genau wie bei Marchantia vorfindet. Ich kann nicht begreifen, wie verschiedene Autoren (siehe historische Einleitung) von einer dreischneidigen Scheitelzelle reden können. Ich habe ganz junge Plagiochasmakeimlinge nach derselben Methode, wie ich bei Marchantia anwandte, längs geschnitten, hatte aber keinen so guten Erfolg, da schon die Orientierung des Keimlings im Paraffin große Schwierigkeiten bereitete. Ich erzielte in den meisten Fällen schiefe Schnitte. Einen

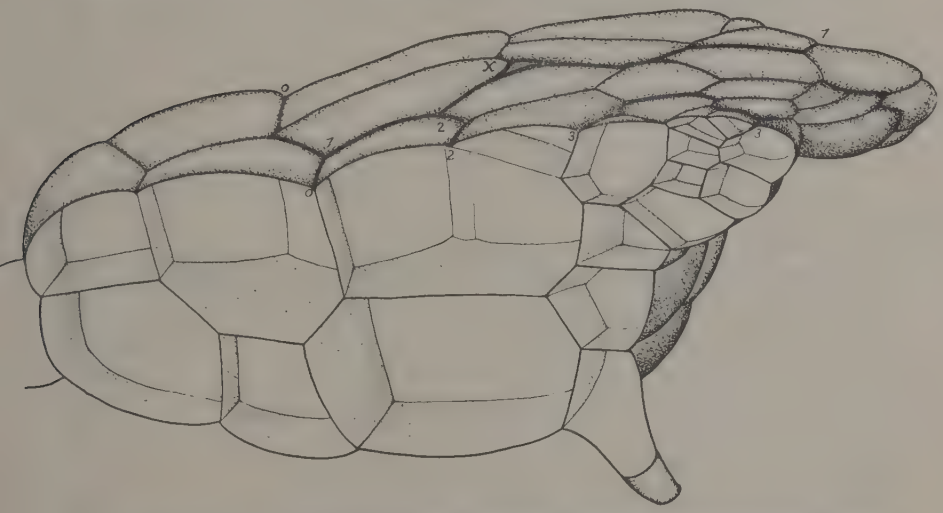


Fig. 7. Plagiochasma rupestre F. St. Schematisierte räumliche Darstellung des längsgeschnittenen jungen Keimlings. Vergr. 710mal.

meiner medianen Längsschnitte habe ich zur Zeichnung von Fig. 7 verwendet. Der ganze Keimling ist mehrschichtig. Am linken Ende befindet sich der Keimschlauch. Nach vorn nimmt der Keimling an Dicke zunächst zu, dann wieder bis zur Einschichtigkeit ab. Der einschichtige Rand erscheint dachartig vorgeschoben. Vorn an der Unterseite hat sich ein Rhizoid gebildet, das an Stelle des langsam absterbenden Keimschlauchs die Nahrungszufuhr und die Befestigung übernommen hat. Ob bei Plagiochasma zuerst eine zweischneidige Scheitelzelle mit vertikaler Schneide und lateralen und dann Scheitelzellen mit horizontaler Schneide und dorsalen und ventralem Segmenten entstehen, kann ich nicht entscheiden, da mir zu wenig gute Schnittpräparate zur Verfügung

standen. Bei Plagiochasma haben die einzelnen Oberflächenzellen stärker vorgewölbte Außenwände als bei Marchantia. Die stark gezeichnete, mehrfach verknickte, mit 0,0 bezeichnete Linie entspricht der ersten quadrantenerzeugenden Wand. Auf diese stößt dann die erste Hauptsegmentwand (1,1), an welcher der erste Interzellularspalt (×) entstanden ist. Die nächst jüngeren Segmentwände, die nicht vollständig in der Figur sichtbar sind, wurden mit 2,2 und 3,3 bezeichnet.

D. Zusammenfassung.

Marchantia polymorpha.

1. Marchantiasporen lassen sich auf Nährböden aus Agar-Agar und Salzen leicht zum Keimen bringen.

2. Die Schnelligkeit der Entwicklung der Keimlinge ist in hohem Maße a) vom Alter der Sporen, b) von der Temperatur, c) von der Lichtintensität und d) von der Nährsalzkonzentration abhängig.

3. Durch längere Beobachtung eines Objekts gelingt es, die Wachstumsvorgänge der Keimlinge zu analysieren.

Der Keimling geht nach kurzem Fadenstadium zur Bildung einer Zellfläche dadurch über, daß eine zweischneidige Scheitelzelle 5—7 Segmente liefert, die sich weiter teilen. Die Scheitelbucht entsteht entweder im Bereich der Scheitelzelle oder eines Segments. Der Thallus wird schon mehrschichtig, bevor die Scheitelkante sich bildet.

Nach 3—4 Wochen gabelt sich der Thallus. Die Gewebsdifferenzierung ist beim 30 Tage alten Keimling noch sehr gering. Die Luftkammerbildung tritt erst wesentlich später ein.

Plagiochasma rupestre.

1. Die Sporen von Plagiochasma rupestre keimen leicht auf Agar- und Kieselgallertenährböden mit Nährsalzen etwa 10—12 Tage nach der Aussaat.

2. Der wenigzellige Keimschlauch stellt sich in die Richtung der einfallenden Lichtstrahlen. Die Spitzenzelle des Keimschlauchs bildet durch Quadrantenteilung die senkrecht zur Keimschlauch- und Lichtrichtung stehende Keimscheibe.

In einem der Quadranten tritt eine zweischneidige Scheitelzelle auf, die im Maximum 3—4 Segmente abwechselnd nach rechts und links abschneidet und dann aufgeteilt wird. Der Keimling ist vom Keimscheibenstadium an ein Zellkörper. Die Beobachtung senkrecht von oben gewährt in vielen Fällen keinen genügenden Einblick in den Ent-

wicklungsverlauf, so daß hier die Methode, einen Keimling während seiner Entwicklung zu beobachten, beschränkten Erfolg hat.

Der Plagiochasmathallus wächst im Laufe der Entwicklung mit einer oder mehreren nach oben und unten Segmente abgliedernden Scheitelzellen. Diese sekundären Scheitelzellen scheinen in einem Stadium gebildet zu werden, in dem die primäre Scheitelzelle längst aufgeteilt ist.

Schon am sehr jungen Thallus treten primitive Luftkammern in Form von Interzellularspalten auf, die zum Teil regelmäßig längs den ältesten Wänden enstehen und sich sehr bald dadurch, daß sie immer flacher werden, der Beobachtung entziehen. Sie erreichen nicht die Höhe der Differenzierung der Luftkammern des erwachsenen Thallus.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität Marburg angefertigt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. P. Claussen, spreche ich für die unermüdliche Teilnahme an dem Verlauf der Arbeit meinen ehrerbietigen Dank aus.

E. Literaturverzeichnis.

1926. Bergdolt, E., Untersuchungen über Marchantiaceen (Cleveïden). Bot. Abhandlg. Herausgeg. von K. Goebel, **10**, Jena 1926.

1835. Brisseau, s. Mirbel.

1927. Döpp, W., Untersuchungen über die Entwicklung von Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Pflanzenforschung, herausgeg. v. Kolkwitz, **8**, Jena 1927.

1875. Fellner, F., Über die Keimung der Sporen von Riccia glauca. Jahresber. d. akad. naturwiss. Vereins in Graz, **1**, 41—47, 1875.

1927. Förster, K., Die Wirkung äußerer Faktoren auf die Entwicklung und Gestaltbildung von Marchantia polymorpha. Planta, **3**, 325—390, 1927.

1927. Gerhardt, E., Untersuchungen über die Vorkeimentwicklung einiger einheimischer Farne. Inaug.-Diss., Marburg 1927.

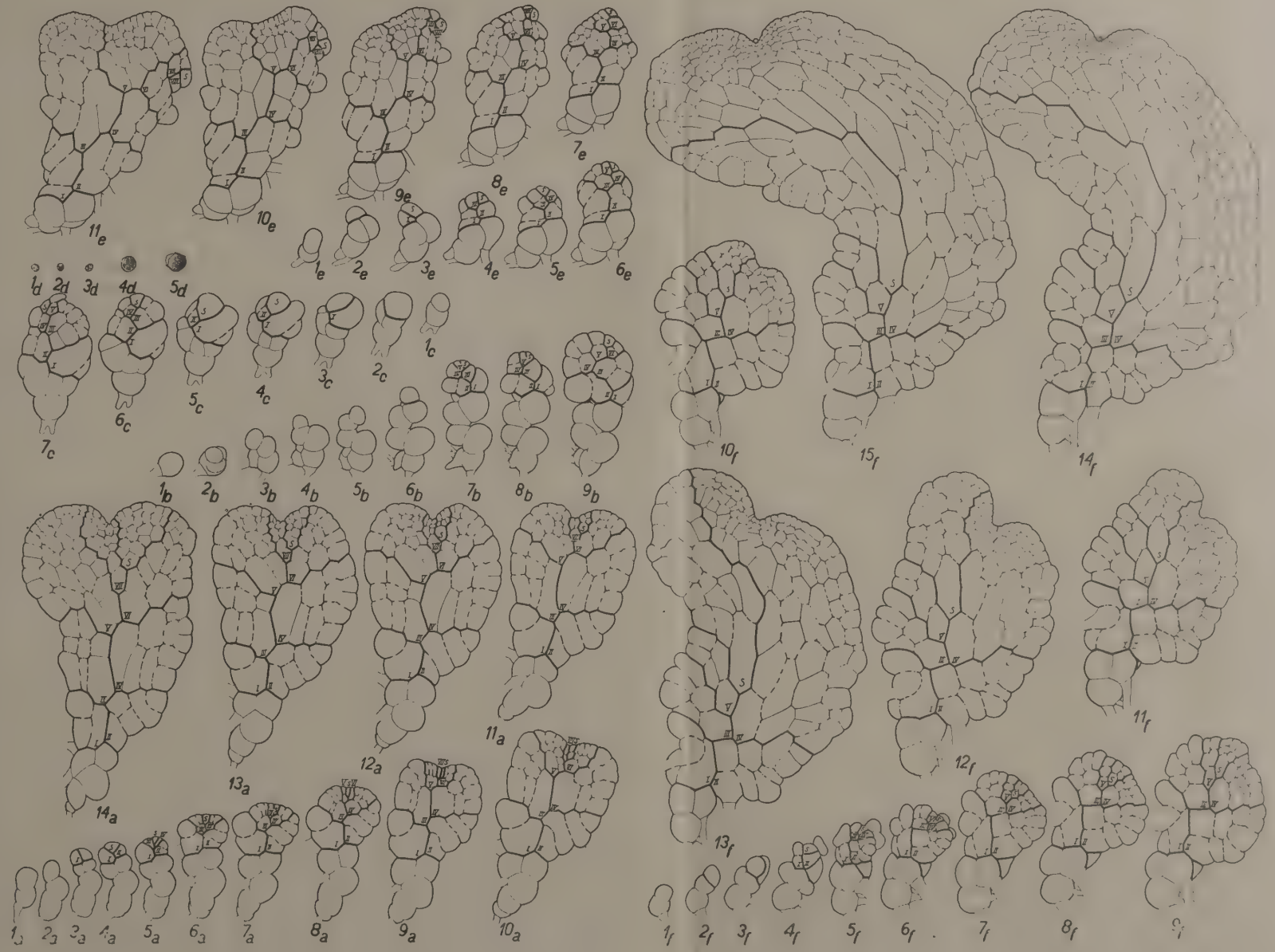
1889. Goebel, K., Über die Jugendzustände der Pflanzen. Flora, **72**, 1—45, 1889.

1915. — Organographie der Pflanzen. II. Teil, Jena 1915.

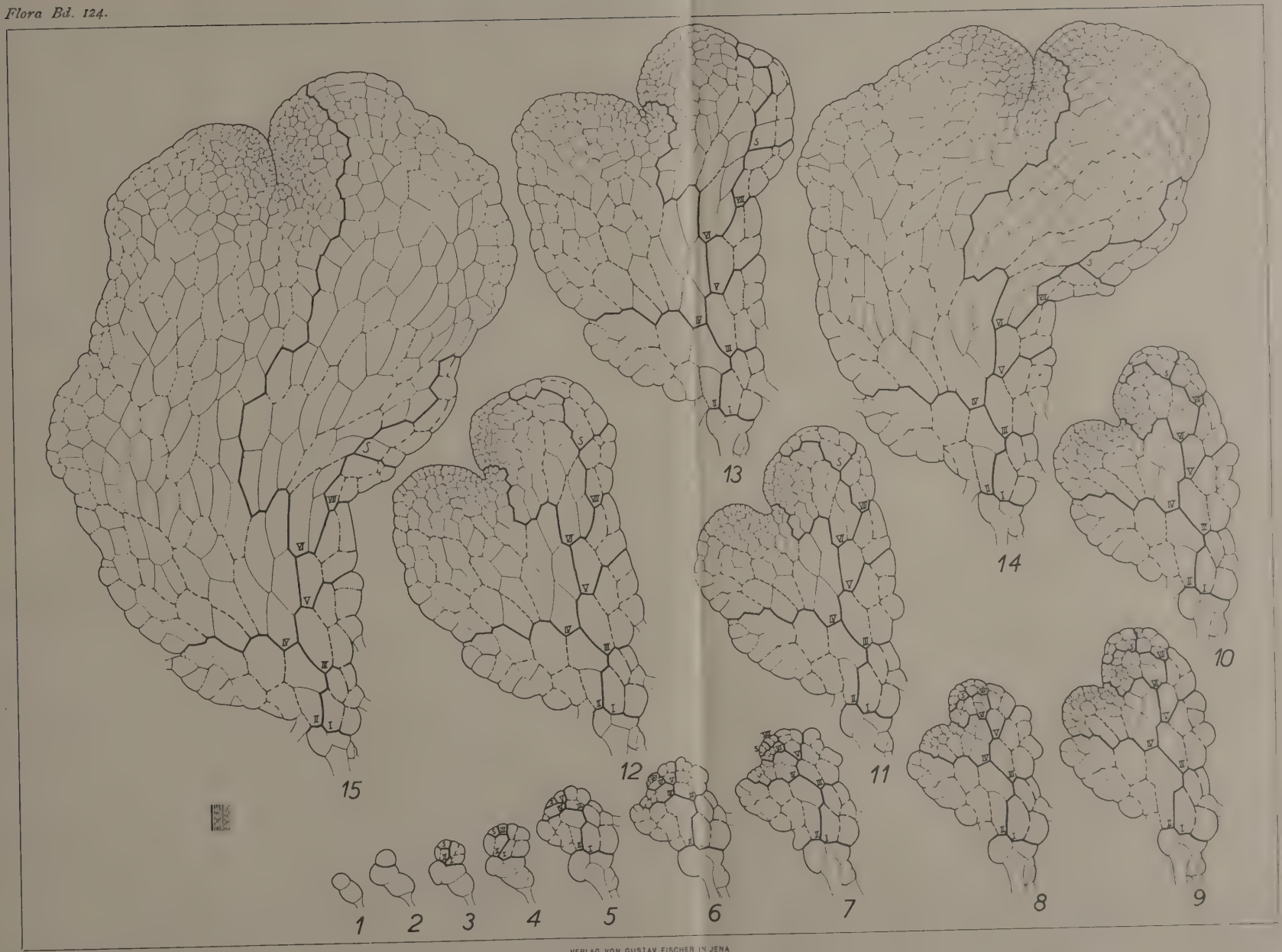
1854. Grönland, J., Mémoire sur la germination de quelques Hepatiques. Annales des Sciences nat. Bot., 4, sér., **1**, 5—29, Paris, 1854.

1876. Hansel, V., Keimung von Preissia commutata. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Math.-phys. Klasse, Wien, **73**, I. Abt., 89—98, 1876.

1927. Jung, R., Entwicklungsgeschichtliche Untersuchungen über Mezgeria und einige Farnvorkeime. Inaug.-Diss., Marburg 1927.
1890. Kny, L., Bau und Entwicklung von Marchantia polymorpha. Erläuterungen zu den bot. Wandtafeln, 364—401, 1890.
1886. Krabbe, G., Das gleitende Wachstum bei der Gewebebildung der Gefäßpflanzen, Berlin 1886.
1902. Lampa, E., Untersuchungen an einigen Lebermoosen. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Math.-phys. Klasse, Wien, **111**, 477—489, 1902.
1909. — Über die Beziehungen zwischen dem Lebermoosthallus und dem Farnprothallium. Österr. bot. Zeitschr., **59**, 409—414, 1909.
1876. Leitgeb, H., Die Keimung der Lebermoossporen in ihrer Beziehung zum Lichte. Sitzungsber. d. Kais. Akad. d. Wiss. Math.-phys. Klasse, Wien, **74**, 425—436, 1876.
1882. — Untersuchungen über Lebermoose. **6**: Die Marchantiaceen. Graz 1882.
1927. Lilienstern, M., Physiologisch-morphologische Untersuchung von Marchantia polymorpha. Ber. d. Dtsch. bot. Ges., **45**, 447—453, 1927.
1835. Mirbel, M., Recherches anatomiques et physiologiques sur le Marchantia polymorpha. Mém. de l'Académie Royale d. Sciences de l'Institut de France, **13**, 337—436, Paris 1835.
1911. Müller, K., Die Lebermoose in Rabenhorstes Kryptogamenflora, **1**, Leipzig, 1906—11.
1838. Nees v. Esenbeck, Chr. G., Naturgeschichte der europäischen Lebermoose. **4**, Breslau 1838.
1826. O'Hanlon, M. E., Germination of spores and early stages in development of Gametophyte of Marchantia polymorpha. The bot. Gazette, **82**, 215 bis 222, 1926.
1929. Orth, R., Vgl. Untersuchungen über die Luftkammerentwicklung der Marchantiaceen. Flora, neue Folge, **24**, 152—203, 1929.
1924. Pringsheim, E. G., Algenkultur in Abderhaldens Handbuch der biologischen Arbeitsmethoden. Abt. **11**, Teil 2, I, 377—406, Berlin und Wien 1924.
1894. Schostakowitsch, W., Über die Reproduktions- und Regenerationserscheinungen bei den Lebermoosen. Flora, **79**, 350—384, 1894.
1928. Waldmann, H., Beiträge zur Entwicklungsgeschichte der Prothallien einheimischer Polypodiaceen. Inaug.-Diss., Marburg 1928.



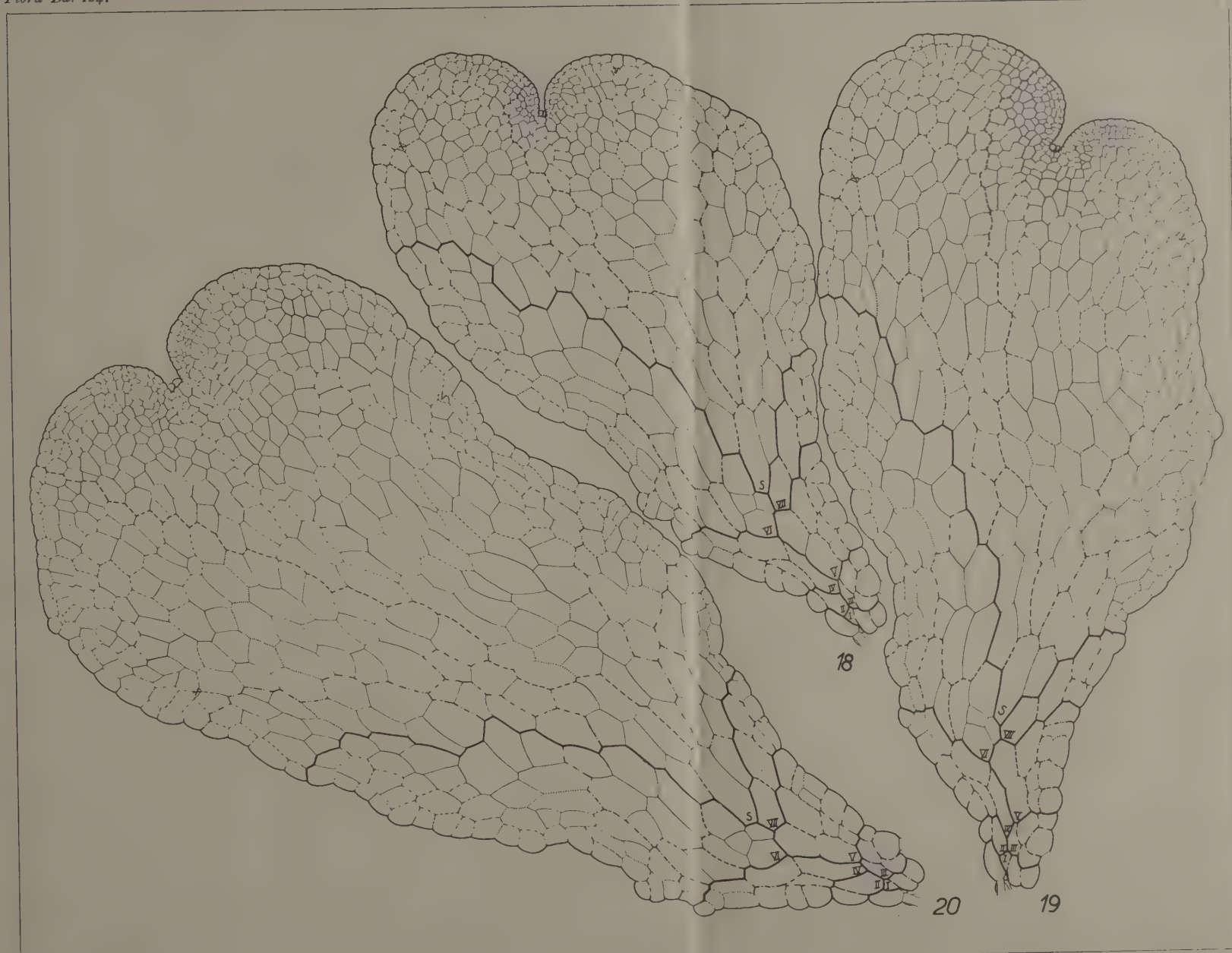
VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.



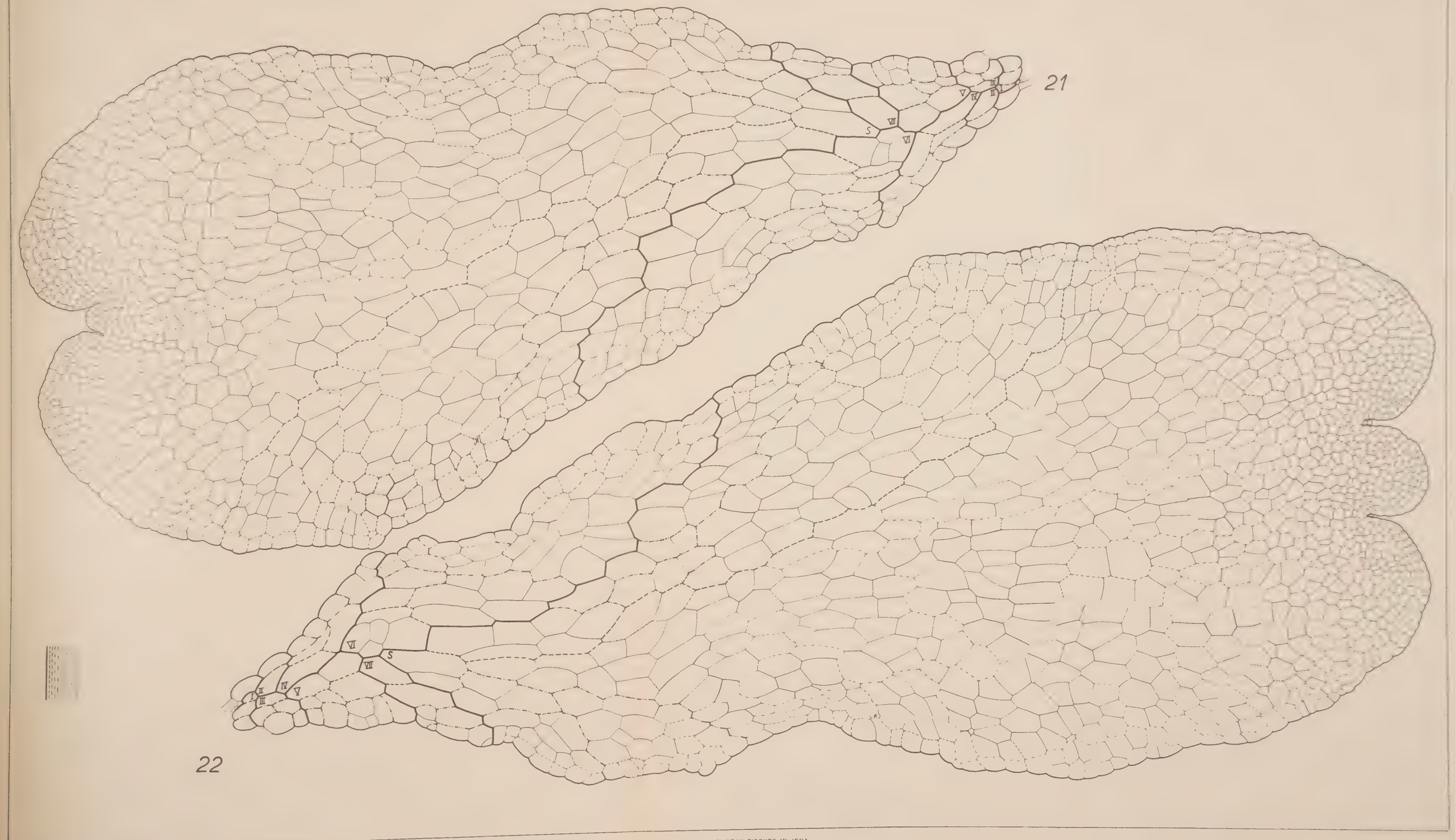
VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

Menge.

VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

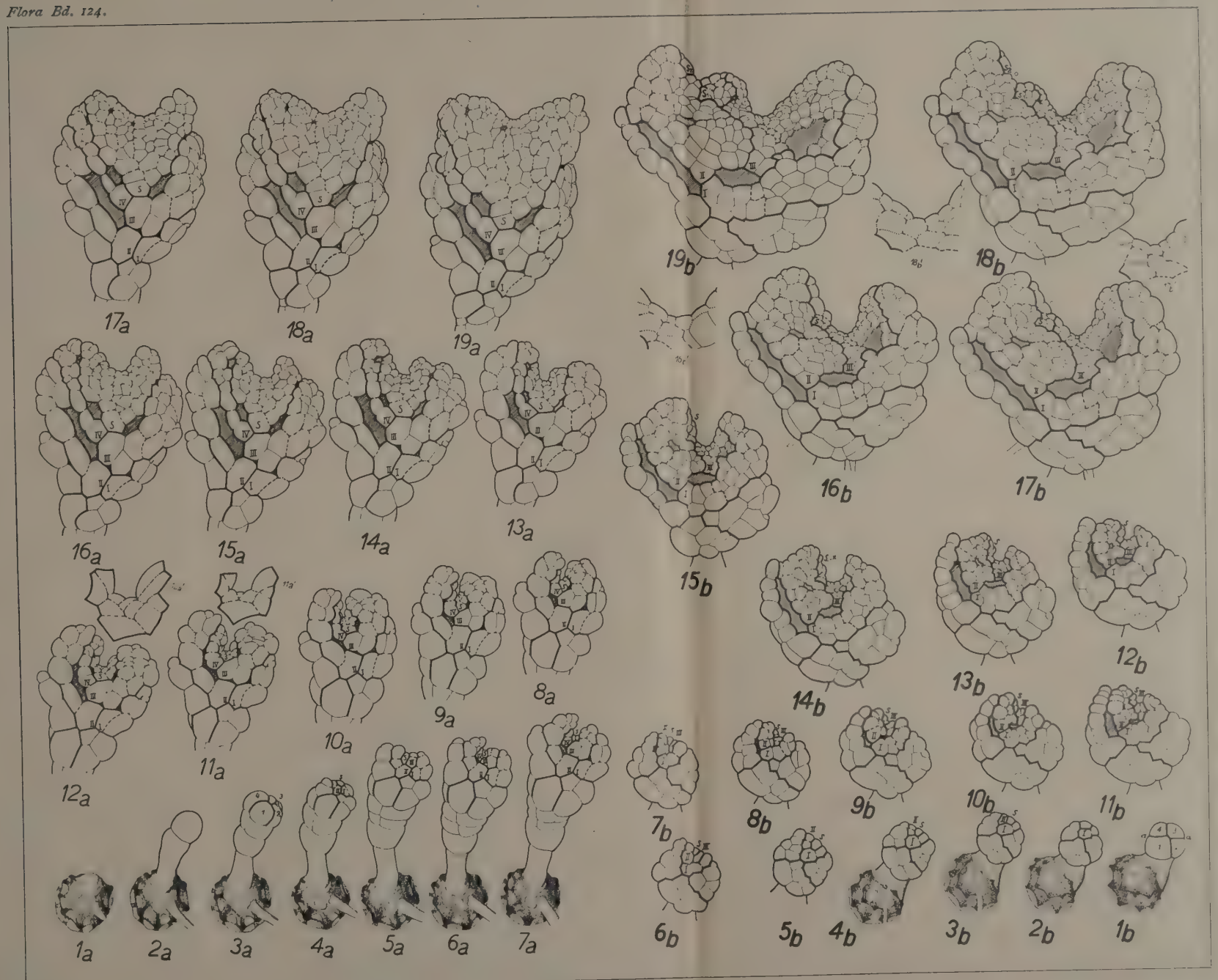


VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA

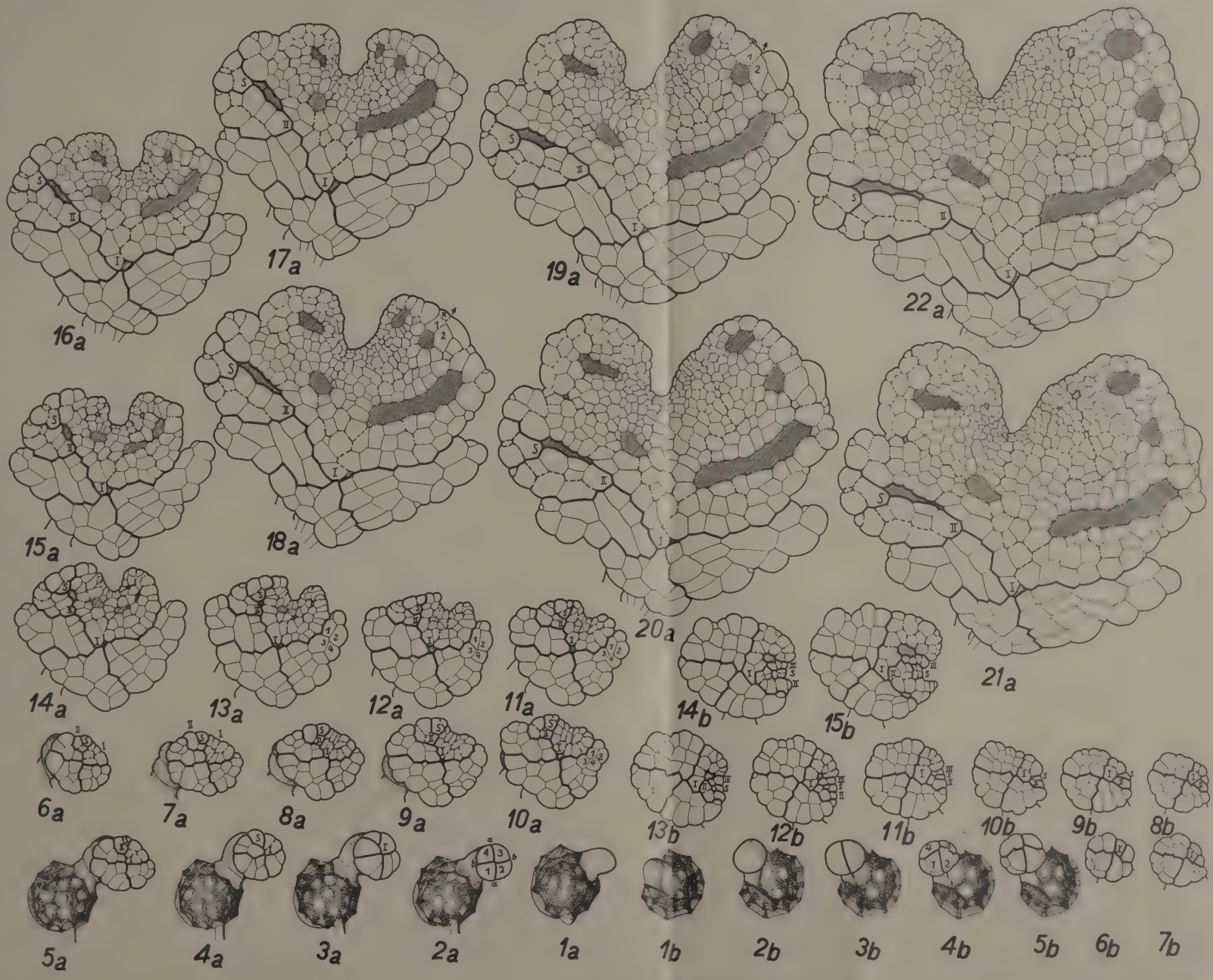


VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

Menge.



VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.



VERLAG VON GUSTAV FISCHER IN JENA.

F. Tafelerklärung.

Alle Figuren wurden mit einem Abbeschen Zeichenapparat aufgenommen.

Das Alter der Zellwände wurde durch bestimmte Signaturen einheitlich gezeichnet.

Dicke, schwarze Linien bedeuten Hauptsegmentwände der Scheitelzellen und bei den Zeichnungen von Plagiochasma außerdem Quadrantenwände *(a)*. Innerhalb der Segmente sind die Wände dem Alter nach mit den Linienarten *b—f* bezeichnet. Reichten die fünf Linienarten nicht aus, so erfolgte die Bezeichnung mit den Linienarten *g—m*, die gegebenenfalls mehrmals zur Anwendung kamen. Die Vergrößerung ist für alle Tafeln eine 118fache.

Tafel III — Vc.

Marchantia polymorpha L.

A. Jüngere Keimpflänzchen.

Taf. III, Figg. 1a bis 14a. Entwicklung eines Keimpflänzchens aus der Spore mit regelmäßiger, zweischneidiger Scheitelzelle, die sich nach Bildung von sieben Segmenten aufteilt und aus ihren Deszendenten die Scheitelbucht liefert. Wegen der Einzelheiten vgl. den Text.

Figg. 1b bis 9b. Keimling mit unregelmäßig Segmente abgliedernder, zweiseitiger Scheitelzelle.

Figg. 1c bis 7c. Keimling mit regelmäßig Segmente abgliedernder, zweiseitiger Scheitelzelle, die bald in Dauergewebe übergeht, während die Scheitelbucht aus einem Segment entsteht.

Figg. 1d bis 5d. Ungekeimte und keimende Sporen.

Figg. 1e bis 11e. Keimling mit regelmäßig Segmente bildender, zweiseitiger Scheitelzelle, die durch stark sich entwickelnde, linke Segmente nach rechts angedrängt wird und bald in Dauergewebe übergeht. Die Scheitelbucht bildet sich in einem linken Segment.

Figg. 1f bis 15f. Keimling, dessen zweiseitige Scheitelzelle nur wenige Segmente bildet. Die Scheitelbucht geht aus dem zweiten, rechts gelegenen Segment hervor.

B. Weiter entwickelte Keimpflanzen.

Taf. IV, Fig. 1—15. Keimling, dessen zweiseitige Scheitelzelle nach Bildung weniger Segmente nach rechts abgedrängt und in Dauergewebe übergeführt wird, während die Scheitelbucht aus einem linken Segment hervorgeht. Überlagerung der Thalluslappen vor der Scheitelbucht des älteren Thallus.

Taf. V, a, b, c, Figg. 1—22. Entwicklung des Thallus aus der Spore bis kurz nach seiner ersten Gabelung. Wegen der Einzelheiten vergleiche den Text.

Tafel VI—VII.

Plagiochasma rupestre (F.) St.

(Plagiochasma italicum [Sassi] de Notaris.)

Taf. VI, Figg. 1a bis 19a. Entwicklung eines Keimpflänzchens aus der Spore. Nach Bildung des Keimschlauchs und der Keimscheibe erfolgt in einem der vier Quadranten Wachstum mit zweischneidiger Scheitelzelle, die sich nach der Bildung von vier Segmenten aufteilt und die Scheitelbucht liefert.

Figg. 1b bis 19b. Keimling, der kurze Zeit im Keimscheibenstadium mit zweischneidiger Scheitelzelle wächst. Die Scheitelzelle wird nach Bildung von drei Segmenten aufgeteilt und im Bereich des jüngsten Segments die Scheitelbucht ausgebildet.

Taf. VII, Figg. 1a bis 22a. Entwicklung eines Keimlings aus der Spore. Nach der Quadrantenbildung schneidet eine zweiseitige Scheitelzelle im dritten Quadranten zwei Segmente ab. Noch ehe sich die Scheitelzelle aufteilt, wird die Scheitelbucht im Bereich von Segment I angelegt, und die Scheitelzelle nach links abgedrängt.

Figg. 1b bis 15b. Keimling mit regelmäßig drei Segmente abgliedernder, zweiseitiger Scheitelzelle. Ihre Aufteilung erfolgt in der Scheitelbucht.

Studien über die „Blattformen" von Caulerpa prolifera.

Von **W. Schwartz.**

Mit 3 Figuren und 5 Tabellen im Text.

Caulerpa prolifera hat wegen ihres eigenartigen an höhere Pflanzen erinnernden morphologischen Aufbaues wiederholt als Objekt für experimentell-morphologische Studien gedient. Dank den Arbeiten von Dostál, Janse und anderen Forschern sind wir über das Regenerationsvermögen und über die Möglichkeiten der Organumwandlung gut unterrichtet.

Wir wollen bei den folgenden Untersuchungen die Ausdrücke Blatt, Blattstiel, Rhizom für die entsprechenden Teile des Caulerpa-Thallus anwenden, weil sie allgemein gebräuchlich sind. Besser wäre es allerdings, wie bei den höheren Pflanzen nicht die Funktion, sondern die morphologische Natur der Benennung zugrunde zu legen. Dann müßte man — da entsprechende Bezeichnungen für die gegliederten Thallome fehlen — mit Oltmanns die angeblichen Blätter als „Flachsprosse" bezeichnen oder unter Betonung der blattartigen Gestalt und des begrenzten Längenwachstums den Ausdruck „Phyllocladien" verwenden.

Bereits Janse (1906) ist es aufgefallen, daß zwei deutlich unterschiedene Gruppen von Blättern vorhanden sind:

Blätter mit einem herzförmigen Einschnitt an der Spitze,
Blätter mit abgerundeter Spitze.

Die herzförmigen Blätter sitzen meist am Rhizom und bleiben, wohl wegen ihrer starken Neigung zur Proliferation, in vielen Fällen klein, während die an der Spitze abgerundeten Blätter weniger häufig proliferieren, dafür aber selbst ein stärkeres Wachstum zeigen und oft als letzte Glieder von Proliferationsfolgen auftreten. Wenn die abgerundeten Blätter proliferieren, so ist, nach Janse, der Ort der Proliferation gegenüber dem „normalen" Verhalten meist gegen die Basis des Tragblattes hin verschoben.

Dostál (1926) fand, daß für das Verhalten isolierter Blätter ihre ursprüngliche Stellung am Rhizom maßgebend ist: die jüngsten Blätter von der Spitze des Rhizoms proliferieren an ihrem Scheitel; die älteren

vom hinteren Teil des Rhizoms zeigen Proliferation aus der Blattbasis oder aus dem Blattstiel. Dazu kommen noch Unterschiede in der Natur des Regenerates: Blätter vom basalen Ende des Rhizoms bilden leicht neue Rhizome an Stelle von Blättern. Hier scheint also das Alter der Blätter für ihr Verhalten wesentlich zu sein, wobei mit Janse vorausgesetzt wird, daß eine Änderung der Blattfolge am Rhizom durch nachträgliche Einschiebungen nicht stattfindet.

Vom Vorhandensein der zwei Blattsorten mit herzförmiger und gerundeter Spitze kann man sich leicht überzeugen. Der herzförmige Einschnitt ist schon an den jüngsten sich grade verbreiternden Blattanlagen kenntlich; seine Gestalt kann zwar stark variieren (Fig. 1), doch wird es meist ohne lange Überlegung möglich sein, ein Blatt einzuordnen. Aber auch nach der Gestalt lassen sich die Blätter, abgesehen von individuellen Formeigentümlichkeiten, in zwei Gruppen zusammenfassen, nämlich in spatelförmige, deren größte Breite kurz unterhalb der Spitze liegt, und in lanzettliche, deren seitliche Ränder mehr oder weniger weit parallel verlaufen. Bei beiden Sorten treten Blätter mit herzförmiger und mit gerundeter Spitze auf. Die spatelförmigen Blätter sind klein, die lanzettlichen meist groß; zwischen beiden Formen sind zahlreiche Übergänge vorhanden. Diese Umstände weisen schon darauf hin, daß es sich nicht etwa um insgesamt vier voneinander unabhängigen Blattypen handelt (nämlich um herzförmig-spatelförmige, herzförmig-lanzettliche, gerundet-spatelförmige und gerundet-lanzettliche)[1], sondern daß nur die zwei Sorten vorhanden sind, die sich durch die Gestalt des apikalen Blattrandes als herzförmige und gerundete unterscheiden. Wird die natürliche Entwicklung nicht durch das Auftreten von Proliferationen gestört, so durchläuft jede der beiden Blattypen nacheinander zwei Stadien. Im Jugendstadium ist der

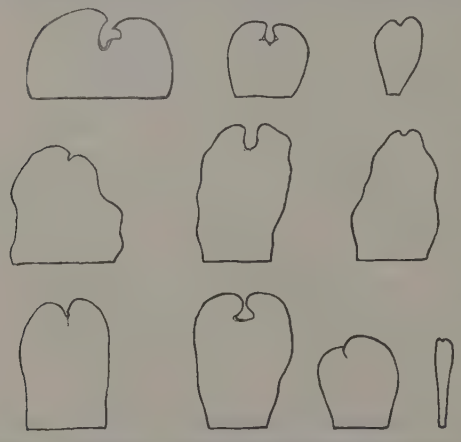


Fig. 1. Formen des herzförmigen Einschnittes an der Spitze der „h-Blätter".

1) Im folgenden meist abgekürzt mit hs, hl, rs und rl.

Umriß des Blattes spatelförmig, später wird er infolge des Längenwachstums lanzettlich (Fig. 2). Der Übergang vollzieht sich zuweilen schon sehr zeitig, z. B. an 3 cm langen Blättchen; er kann aber auch länger auf sich warten lassen, so daß noch Blätter von 8—9 cm Länge spatelförmigen Umriß zeigen. Von 61 nicht proliferierenden rhizombürtigen Blättern wurde die Länge festgestellt; es ergaben sich folgende Durchschnittswerte:

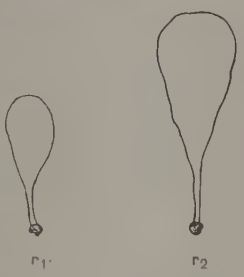


Fig. 2a.

Fig. 2 a u. b. Die verschiedenen Blattsorten. h 1–6 h-Blätter, h 1–3 spatelförmig, h 4 Übergangsform, h 5, h 6 lanzettlich. r 1–3 r-Blätter, r 1–2 spatelförmig, r 3 lanzettlich.

herzförmige Blätter	gerundete Blätter
hs: 5,2 cm	rs: 5,1 cm
hl: 12,4 „	rl: 16,4 „

Mit zunehmendem Längenwachstum wird dann auch die für große Caulerpablätter charakteristische Wellung der Blattfläche immer deutlicher. Unverändert bleibt bei allen Wachstumsvorgängen nur die Gestalt der Blattspitze (herzförmig oder gerundet).

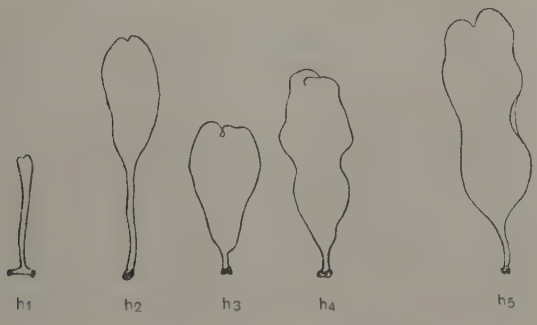


Fig. 2b.

Nur eine Ausnahme scheint es zu geben, sie betrifft das Verhalten von Blattanlagen bei schlechten Ernährungsbedingungen. Am Rhizom neuentstehende Blätter überspringen dann oft ein deutlich spatelförmiges Stadium; sie haben von Anfang an einen mehr lanzettlichen Umriß, bleiben zierlich und schmal und sind wohl auch dünner als normale Blätter.

Ferner ist diese Erscheinung ziemlich häufig, wenn man Teilstücke von Blättern regenerieren läßt. Es wurden 37 Blätter in Querhälften zerlegt. Die Blatthälften standen mit dem basalen Teil nach unten als Stecklinge in einem kleinen Aquarium mit Sandboden.

Neben der abweichenden Form der Blattproliferationen fiel noch ihre ungleiche Verteilung auf (Tab. 1). Bevorzugt waren deutlich die basalen Hälften.

Tab. 1.

Blatthälftenversuch, a: Verhältnis von nichtproliferierenden zu proliferierenden Stücken; die letzteren sind außerdem in % der Gesamtzahl angegeben. b: Zahl der durch Proliferation neu gebildeten Blätter.

	ganze Blätter als Kontrolle	apikale Hälften	basale Hälften
a:	4 : 13 (76,5%)	13 : 3 (18,8%)	9 : 17 (65,4%)
b:	13	3	18

Zimmermann (1929) hat vor kurzem in anderem Zusammenhang ähnliche Versuche mit Blatthälften und Blattvierteln gemacht und dabei festgestellt, daß meist die obere Blatthälfte oder das zweite Viertel von der Spitze, seltener das dritte, die stärkste Proliferationskraft aufwiesen. Auf den Widerspruch zwischen Zimmermanns und meinen Ergebnissen komme ich später zurück.

Janse hat darauf hingewiesen, daß die herzförmigen Blätter häufiger proliferieren als die abgerundeten. Bei der Durchsicht eines großen Materials an rhizomständigen Blättern haben sich die Zahlen der Tab. 2 ergeben.

Tab. 2.

Proliferationskraft der verschiedenen Blattformen. Die Prozentzahlen der letzten Reihe geben an, wie hoch die Beteiligung der einzelnen Blattsorten ist, berechnet aus der Gesamtzahl der beobachteten Tragblätter (202).

		Zahl der Blätter	davon proliferieren	
herzförmige Blätter	hs-Stadium	238	170 = 71,4%	84,2%
	hl-Stadium	65	18 = 27,7%	8,9%
abgerundete Blätter	rs-Stadium	34	9 = 26,5%	4,5%
	rl-Stadium	55	5 = 9,1%	2,5%

Man sieht daraus, daß der herzförmige Typ vorherrscht und zusammen 93 % der Tragblätter stellt, von denen die überwiegende Mehrzahl dem jungen hs-Stadium angehört. Bei den r-Blättern ist der Unterschied zwischen dem s- und l-Stadium ebenfalls auffällig. Der Fall, daß die Proliferation noch nach der natürlichen Beendigung des

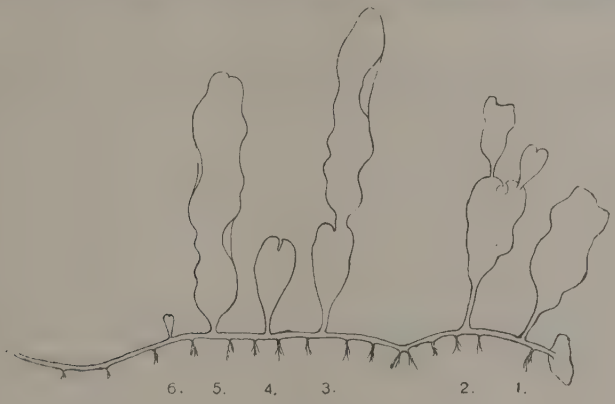


Fig. 3 a.

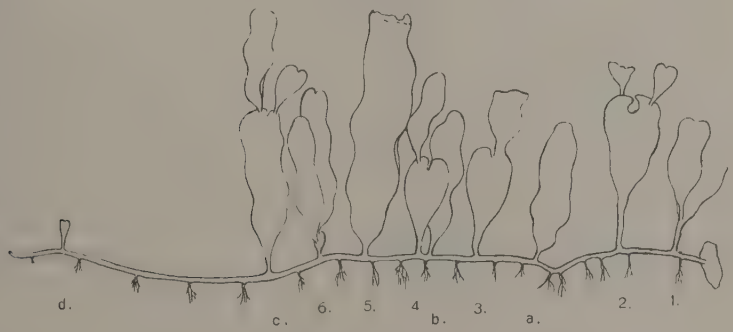


Fig. 3 b.

Fig. 3 a u. b. Zuwachs einer im Aquarium gezogenen Pflanze (Rhizom Nr. 1) in der Zeit vom 11.—25. 9. 29. Die neu gebildeten, zum Teil zwischen die schon vorhandenen eingeschobenen Blättern sind mit Buchstaben bezeichnet.

Wachstums erfolgt, tritt also relativ selten ein. Nicht die Beendigung des Wachstums, das ja an sich noch bis zum l-Stadium fortschreiten könnte, sondern eine Unterbrechung desselben, also eine Umstimmung im Blatt, führt meist zur Proliferation.

Die Verteilung der beiden Blattsorten am Rhizom läßt dagegen keine Gesetzmäßigkeiten vermuten; beide Formen und Stadien folgen in mannigfaltigem Wechsel aufeinander und stehen sowohl an alten wie

an jungen Rhizomteilen. Bei Versuchen über die Entwicklung der Blätter am unverletzten Rhizom hat sich auch gezeigt, daß die Blattzahl selbst an älteren Teilen des Rhizoms durch nachträgliche Einschiebungen erhöht werden kann (Fig. 3). Es wurden am 11. Sept. an sechs unverletzten Pflanzen die Verteilung der Blätter, ihre Form und ihr gegenseitiger Abstand notiert. Bis zum 25. Sept. standen die Pflanzen in einem Aquarium mit Sandboden in einem Nordzimmer. Bis zu diesem Tage waren, abgesehen vom Spitzenwachstum, an fünf Rhizomen insgesamt sieben Blätter zwischen die schon vorhandenen eingeschoben worden.

Es fragt sich nun, in welcher Weise Form und Alter des Tragblattes und seine Stellung am Rhizom auf die Natur des Proliferates und auf seine Stellung am Tragblatt einwirken. Zwischen Janses und Dostáls Auffassung besteht der bereits erwähnte Widerspruch. Dostál betont die Bedeutung des Blattalters und der Stellung am Rhizom, Janse den Einfluß der Blattform. Dabei macht er die nicht immer zutreffende Voraussetzung, daß die ursprüngliche Blattfolge durch später entstandene, also jüngere Blätter nicht mehr verändert wird.

Meine ersten Versuche mit „Stecklingsreihen", bei denen die Blätter eines Rhizoms unter Beachtung ihrer Reihenfolge isoliert und die Proliferationsfolgen in ihre einzelnen Glieder zerlegt waren, zeigten bei einer Reihe von Blättern, die vom hinteren Ende des Blattrhizoms stammten, basale Proliferation. Das Bild war aber keineswegs einheitlich, da auch bei Blättern vom apikalen Teil des Rhizoms gelegentlich basale Verschiebung der Blattproliferation oder sogar Rhizome auftraten. Dabei handelt es sich um l-Blätter, andererseits können l-Blätter vom basalen Ende des Rhizoms doch noch apikal proliferieren. Es war weder eine Beziehung im Sinne Dostáls noch eine Bevorzugung abgerundeter Tragblätter bei der basalen Proliferation eindeutig zu erkennen.

Im Laufe des September und Anfang Oktober wurden daraufhin größere Versuchsreihen angesetzt, bei denen entweder gleiche Blattformen mit oder ohne einen beiderseits ansitzenden Rhizomrest von etwa 7 mm Länge zusammengestellt oder die Blätter ohne Rücksicht auf ihre Gestalt vom apikalen, mittleren und basalen Teil der Rhizome zu Gruppen vereinigt wurden. Im zweiten Fall kamen als Ausgangsmaterial nur unverzweigte Rhizome in Betracht, bei denen am basalen Ende ein Zusammenhang mit einem vorjährigen Blattrest oder eine absterbende Zone mit diesjährigen Blattstümpfen vorhanden war. Verzweigte Rhizome schieden aus, weil durch die Verzweigung eine Verschiebung in den Begriffen „apikal" und „basal" hervorgerufen sein

konnte, die sich vielleicht als Störungsfaktor bemerkbar gemacht hätte. Die Blattkulturen standen in Aquarien mit sandigem Boden in zwei Nordzimmern der Station.

Daneben wurden auch größere Mengen von frischgesammelten Pflanzen durchgesehen; das Verhalten der Blätter an der unverletzten Pflanze scheint denselben Gesetzmäßigkeiten zu unterliegen, die sich in den Versuchsreihen zeigten.

Die Widersprüche zwischen den Ansichten Janses und Dostáls bestehen nur scheinbar. Zu den drei Faktoren Blattsorte, Blattalter und Stellung des Blattes am Rhizom, die nach Dostál und Janse Stellung und Natur des Proliferates bestimmen, kommt ein Zeitfaktor als vierter wesentlicher Faktor hinzu. Sämtliche Faktoren wirken nebeneinander.

Ein solcher Zeitfaktor spielt z. B. auch bei der Haarbildung der Meeresalgen eine Rolle. Bei Codium tomentosum ist die zeitliche Verschiebung in dem Vermögen zur Haarbildung mit dem Ablauf der Gametangienbildung verbunden[1]). Bei Caulerpa ist offenbar das Absterben gegen Abschluß der Vegetationsperiode die Ursache der Reaktionsänderung, die darin bestand, daß mit fortschreitender Jahreszeit die basale Verschiebung bei sämtlichen Blätter und in allen Teilen der Rhizome immermehr zunahm. Die Fortpflanzung der Caulerpa durch Schwärmer, deren Vorhandensein übrigens keineswegs völlig gesichert ist, spielt dabei höchstens insofern eine Rolle, als bei fleckig verfärbten Blättern oder bei solchen, die durch ungestielte Plasmaergüsse auffielen, eine Proliferation überhaupt unterblieb, was natürlich ebensogut als Hemmung der vegetativen Vorgänge zugunsten der generativen wie als Anzeichen einer Schwächung durch pathologische Veränderungen aufgefaßt werden kann.

In den folgenden Tabellen sind die Ergebnisse der einzelnen Reihen in zwei Zeitgruppen zusammengefaßt. In der ersten sind die Reihen des September vereinigt, die am 20., 25. und 29. Sept. abgeschlossen, in der zweiten die Oktoberversuche, die Ende Oktober durchgesehen wurden[2]). Alle Proliferationen, die am oberen Blattrand (was sehr selten ist) oder wenige Millimeter unterhalb desselben standen, wurden als apikale bezeichnet. Diesen stehen die basal verschobenen gegenüber.

1) W. u. H. Schwartz, Flora, 24, 1930.

2) Für die Überwachung der letzten Versuche und für die Verpackung der Pflanzen, die mir nach Deutschland nachgesandt wurden, bin ich Herrn Dr. Höfler zu großem Dank verpflichtet.

Die basale Verschiebung kann verschieden stark ausgeprägt sein; es lassen sich fünf Stufen unterscheiden: das Proliferat sitzt am oberen [1]), mittleren oder unteren Drittel der Fläche des Tragblattes oder es entspringt am Stielteil des Tragblattes. Zunächst hat das Proliferat noch Blattnatur. Den Abschluß der ganzen Reihe bilden die Blätter, die an Stelle eines Blattes ein Rhizom erzeugen. Die Rhizombildung erfolgt unabhängig von der aufgeführten Reihe der basalen Verschiebung. Sie trat bei meinen Versuchen frühestens am unteren Drittel der Fläche des Tragblattes auf, nie in der mittleren Region oder im oberen Drittel desselben. In den verschiedenen Graden der basalen Verschiebung kommen neben der Stimmung der ganzen Pflanze vermutlich auch feinere Unterschiede im Zustand der einzelnen Blätter zum Ausdruck.

Während am basalen Teil der Rhizome im September an der unverletzten Pflanze und an isolierten Blättern noch 72% der Tragblätter das Proliferat apikal trugen (Tab. 3), sank im Oktober im Experiment dieser Anteil auf 0, d. h. sämtliche durch Proliferation neu gebildete Blätter und Rhizome waren basal verschoben. Unter den Tragblättern befanden sich einzelne junge hs-Blätter, die zu anderer Zeit durch Bevorzugung apikaler Proliferation auffallen. Bereits im September ist die basale Verschiebung bei Blättern vom hinteren Teil der Rhizome deutlicher als bei der anderen Gruppe. Darin kommt die von Dostal angenommene Beziehung zum Ausdruck. Das Verhalten der Blätter von mittleren Teilen der Rhizome ist in den Tab. 3 und 5b nicht mit dargestellt worden. Die Werte liegen hier meist zwischen denen der apikalen und basalen Gruppe, was der Bedeutung der mittleren Rhizomteile als Übergangsgebiet entspricht. Die Zerlegung der Rhizome in Drittel ist ja durchaus willkürlich, sie bezweckt nur, das Verhalten antagonistischer Teile deutlicher hervortreten zu lassen.

Tab. 3.

Blattstecklinge vom apikalen und basalen Teil der Rhizome. Die Zahlen geben das Verhältnis von apikaler zu basaler Proliferation an. Die Prozentzahlen beziehen sich auf den apikalen Anteil.

Zeit	Apikaler Teil der Rhizome		Basaler Teil der Rhizome	
September	17 : 4	80,9%	13 : 5	72,2%
Oktober	8 : 14	36,4%	0 : 16	—

Dieselbe Verschiebung tritt uns auch entgegen, wenn wir die beiden Blattklassen betrachten (Tab. 4). Janses Ansicht von der stärkeren

1) Mit Ausnahme des Teiles unmittelbar unterhalb der Blattspitze.

Neigung abgerundeter Blätter zu basaler Proliferation findet darin eine Bestätigung, daß bei dieser Blattform schon die Septemberwerte wesentlich niedriger liegen als bei den h-Blättern. Bei den älteren bereits lanzettlichen rl-Blättern ist in dem hier untersuchten Zeitraum überhaupt kein Gefälle mehr vorhanden: die September- und Oktoberwerte für apikale Proliferation liegen mit 8 bzw. 8,3 % dicht beieinander.

Tab. 4.

Verhältnis der apikalen zur basalen Proliferation bei den verschiedenen Blattformen
Die Prozentzahlen geben die Menge der apikal proliferierenden Blätter an.

Zeit	Herzförmige Blätter				Abgerundete Blätter			
	hs-Stadium		hl-Stadium		rs-Stadium		rl-Stadium	
September	70 : 18	79,5 %	20 : 20	50 %	2 : 1		2 : 23	8 %
Oktober .	7 : 18	28 %	6 : 19	24 %	3 : 15	16,6 %	1 : 11	8,3 %

Das Blattalter spielt insofern eine Rolle, als bei beiden Blattsorten im l-Stadium der Anteil apikaler Proliferation bedeutend geringer ist als in dem spatenförmigen Jugendstadium. Der Unterschied ist im September wesentlich stärker; im Oktober findet wenigstens bei den h-Blättern ein Ausgleich statt durch die allgemeine Verschiebung der Proliferation in basaler Richtung.

Im Experiment und an der unverletzten Pflanze pflegen alle Stufen basaler Verschiebung nebeneinander aufzutreten; immerhin ist, selbst wenn man sich auf die Blattproliferate beschränkt, beim Vergleich der September- und Oktoberzahlen eine stärkere Betonung der unteren Teile der Tragblätter angedeutet. Die Proliferation am unteren Drittel der Blattfläche und am Blattstiel mußte dabei unter der Bezeichnung basal zusammengefaßt werden, da nicht alle Blätter einen deutlich entwickelten Blattstiel aufweisen. Es war z. B. bei den hl-Blättern das Verhältnis von oberem Drittel : Mitte : basal im September 4 : 4 : 9, im Oktober dagegen 0 : 1 : 8. Bei größerem Zahlenmaterial würden diese Beziehungen vielleicht deutlicher hervortreten.

Tab. 5.

Blätter mit basal verschobener Proliferation. Verhältnis von Blatt- zu Rhizom-Proliferaten. Die Prozentzahlen geben die Menge der Rhizome an.

a) Bei den verschiedenen Blattformen.

Zeit	Herzförmige Blätter				Abgerundete Blätter			
	hs-Stadium		hl-Stadium		rs Stadium		rl-Stadium	
September	18 : 0		17 : 3	15 %	1 : 0		19 : 4	17,4 %
Oktober .	18 : 0		11 : 8	42,1 %	15 : 0		8 : 3	27,3 %

b) An den verschiedenen Teilen der Rhizome.

Zeit	Apikaler Teil der Rhizome		Basaler Teil der Rhizome	
September	4 : 0	—	3 : 2	—
Oktober	13 : 1	7,1%	7 : 9	56,3%

Die Zahl der neu gebildeten Rhizome ist im Oktober im allgemeinen höher als im September (Tab. 5). Die Zunahme war besonders deutlich bei den hl-, weniger stark bei den rl-Blättern; bei den rs-Blättern bleibt sie zweifelhaft, da nicht genügend Material zur Untersuchung vorhanden war. Die hs-Blätter, die am stärksten proliferieren, haben in beiden Monaten keine Rhizome hervorgebracht. Der Einfluß der ursprünglichen Stellung des Tragblattes am Rhizom zeigt sich auch hier wieder darin, daß wenigstens im Oktober bei Blättern vom basalen Rhizomteil die Neigung zur Rhizombildung wesentlich höher war (Tab. 5).

Aus allen Versuchen ergibt sich also, daß die Blätter an der Pflanze ebenso wie die isolierten Blätter in ihrem Verhalten bei der Proliferation wesentlich von der Jahreszeit abhängig sind, d. h. von der Entwicklungsperiode, in der sich die Pflanze gerade befindet. Die von Dostal und Janse gefundenen Beziehungen behalten ihre Gültigkeit, sie sind jedoch relativ und werden unter Umständen durch die Wirksamkeit des Zeitfaktors überlagert. So sinkt z. B. im Oktober an Blättern vom apikalen Teil der Rhizome der Anteil der apikalen Proliferation auf 36% und fällt damit weit unter den Wert, den im September selbst die Blätter von basalen Rhizomteilen mit 72% noch aufweisen.

Auch die verschiedenen Ergebnisse der Versuche mit Blattstücken, auf die bereits hingewiesen wurde (vgl. S. 4), können mit zeitlichen Unterschieden in der „Blattstimmung" zusammenhängen: Während sich die Proliferation bei Zimmermanns Versuchen hauptsächlich am zweiten Blattviertel oder an der oberen Blatthälfte abspielte, lag bei meinen Versuchen das Maximum in den basalen Blatthälften[1]).

---

1) Ein Vergleich der Werte, die Zimmermann an Blatthälften vom 26. VIII. bis 1. IX. erhalten hat, mit den Werten aus den Blattviertel-Versuchen vom 14. bis 21. IX. ist schwierig, da im ersten Fall das Gewicht der Regenerate, im zweiten die Zahl der neugebildeten Blätter angegeben wird. Errechnet man den prozentualen

Meine Versuche erstrecken sich nur auf einen kleinen, dafür allerdings sehr wichtigen Ausschnitt aus der Vegetationsperiode der Caulerpa prolifera. Es wäre interessant, auch das Verhalten der Pflanze im Frühjahr und Sommer kennenzulernen. Die kürzesten Rhizome, die ich benutzte, waren 10—12 cm lang, bei ihnen ließ sich in einzelnen Fällen bereits ein verschiedenes Verhalten der Blätter vom apikalen und basalen Teil feststellen.

Zusammenfassung.

1. Von den beiden Blattsorten der Caulerpa prolifera hat der Typ mit herzförmig eingeschnittener Spitze eine höhere Proliferationskraft als der Typ mit gerundeter Spitze. Sein spatelförmiges „Jugendstadium“ ist gegenüber dem ausgewachsenen lanzettlichen Stadium wiederum wesentlich bevorzugt; es lieferte in meinen Versuchen etwa 84% der Tragblätter.

2. Die Natur der Proliferate und ihre Stellung am Tragblatt werden beeinflußt: a) vom Typus des Tragblattes,
b) vom Alter des Tragblattes,
c) von der ursprünglichen Stellung des Tragblattes am Rhizom.

3. Proliferationsversuche mit den beiden Blattypen in ihren verschiedenen Altersklassen und mit Blättern vom apikalen und basalen Teil der Rhizome brachten verschiedene Ergebnisse je nach dem Zeitpunkt des Versuchs. Es kommt also zu den Faktoren 2a—c ein Zeitfaktor hinzu.

4. Die Wirkung des Zeitfaktors äußert sich darin, daß gegen Ende der Entwicklungsperiode der Caulerpa prolifera eine basale Verschiebung der Proliferation an den Tragblättern fast unabhängig von den Einflüssen der Blattgestalt und der Blattstellung eintritt. Außerdem nimmt die Neigung zur Rhizombildung zu.

Karlsruhe,
Botanisches Institut der Technischen Hochschule.

Anteil der basalen Hälften aus dem Gesamtgewicht bzw. aus der Gesamtzahl der Regenerate, so erhält man für die Augustversuche nur 16%, für die Septemberversuche dagegen bereits 44,9%!

Literatur.

Dostal, R., Zur Kenntnis der inneren Gestaltungsfaktoren bei Caulerpa prolifera. Ber. d. Dtsch. Bot. Ges., 44, 1926.

Janse, J. M., Polarität und Organbildung bei Caulerpa prolifera. Pringsheims Jahrb. f. wiss. Bot., 42, 1906.

Oltmanns, Fr., Morphologie und Biologie der Algen. Bd. 1. Jena 1922.

Schwartz, W. u. H., Algenstudien am Golf von Neapel. Flora, 24, 1930.

Zimmermann, W., Experimente zur Polarität von Caulerpa und zum allgemeinen Polaritätsproblem. Ztschr. f. wiss. Biol., Abt. D, 116, 1929.

Die Deutung der Characeen-Antheridien.

Ein Versuch
von
K. Goebel.

Mit 3 Abbildungen im Text.

Die Mikrogametangien (Antheridien) der Characeen sind, seitdem ihr eigenartiger, höchst verwickelter Bau bekannt wurde, stets rätselhafte Gebilde geblieben. Wie soll man sich das Auftreten der spermatogenen Fäden im Innern eines Gewebekörpers zustandegekommen denken? Nirgends ist ein auch nur annähernd ähnlicher Bau eines Gametangiums bekannt. Man wird ihn also irgendwie von dem der Mikrogametangien anderer Pflanzen abzuleiten suchen. Die höchstentwickelten Mikrogametangien der übrigen „Algen" besitzen keine Wandschicht, wie sie bei Chara so auffallend ausgebildet ist und auch die Entwicklung der Mikrogameten ist eine andere. Bei den Moosen ist eine Wandschicht zwar vorhanden, aber das Innere wird nur von Spermatozoidmutterzellen gebildet. Man müßte, wenn man davon die Characeen-Antheridien ableiten wollte, annehmen, daß in einem dem der Moose ähnlichen Antheridium eine Anzahl innerer Zellen steril wurden und sich zu „Manubrien" usw. ausbildeten und daß — sozusagen zum Ersatz dafür — andere die spermatogenen Fäden aussprossen ließen.

Eine solche Annahme ist aus verschiedenen Gründen unwahrscheinlich.

Einmal setzt sie das Vorhandensein einer Wandschicht schon voraus, die ja ihrerseits erst in ihrem Zustandekommen aufgeklärt werden müßte. Sodann würde den Characeen ein über den der Moose und der Pteridophyten weit hinausgehender Fortschritt in dem Antheridienaufbau zugeschrieben werden. Dieser stände auch mit dem verhältnismäßig einfachen Oogoniumaufbau der Characeen im Gegensatz.

Eine so weitgehende Abweichung im Antheridienaufbau anzunehmen wäre doch wohl nur dann berechtigt, wenn verwandte Formen dafür einen Anhaltspunkt bieten würden. Solche sind aber derzeit nicht bekannt und es ist auch nicht wahrscheinlich, daß sie noch entdeckt werden.

Es ist aber noch eine andere Auffassung möglich, die auf Hofmeister[1]) zurückgeht.

Er sagt: „Die bekannten rothen Kugeln der Characeen sind selbstverständlich als Antheridienstände zu betrachten. Im Mittelpunkt der bis dahin gleichartigen kugeligen Zellenmasse bildet sich ein Hohlraum, in den hinein die Antheridien sich entwickeln.“ Diese, nur ganz kurz vorgetragene Auffassung fand, obwohl Hofmeister sie als „selbstverständlich“ betrachtete, nicht die Zustimmung von A. Braun. Sie ist auch in den späteren kompilatorischen Darstellungen, soweit ich sehen kann, nicht einmal erwähnt worden. Diese sind alle im wesentlichen eine Wiederholung der klassischen Darstellung in Sachs' Lehrbuch. Und da Sachs die Hofmeistersche Auffassung nicht erwähnte, taten es auch die späteren Darstellungen nicht, vielmehr wiederholen sie das altbekannte in gleicher Eintönigkeit.

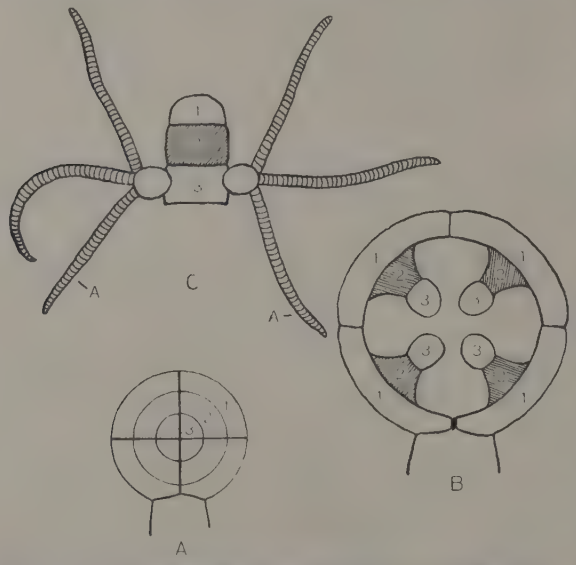


Fig. 1. Grob schematische Darstellung der Antheridienentwicklung und -Auffassung der Characeen. A. Längsschnitt eines aus 24 Zellen bestehenden jungen Antheridiums. B. Älteres Antheridium, dessen Innenzellen schon auseinander gewichen sind im Längsschnitt. An den innersten Zellen noch keine spermatogenen Fäden angelegt. C. Einer der 8 Antheridienträger in schematischer Darstellung.

Soweit mir bekannt ist, hat nur der Verf.[2]) früher den Versuch gemacht, die Hofmeistersche Auffassung zu stützen — ein Versuch, den er selbst als einen sehr problematischen bezeichnete, so daß man sich nicht wundern

1) W. Hofmeister, Über die Stellung der Moose im System. Flora 35 (1852), S. 8 Anm.

2) „Man könnte sich vorstellen, daß die ersten Teilungen im Antheridium eigentlich denen in einem Knoten der Vegetationsorgane entsprechen, aber die sonst zu Blättchen auswachsenden Zellen miteinander vereinigt bleiben.“ (Flora 110 (1918), S. 384.

kann, wenn er ebenso unbeachtet blieb, als die Vermutung Hofmeisters selbst.

Es sei gestattet, die damals gemachten Andeutungen hier etwas näher auszuführen, entsprechend der Maxime des genialen Botanikers[1]), „daß ein Gedankengang, selbst wenn er von dem richtigen Wege abweicht, immer noch besser ist, als ein gedankenloses Hinnehmen unvermittelt nebeneinanderstehender Tatsachen, und daß eine Frage, vor deren Angriff jeder zurückscheut, nie zur Lösung gelangen wird."

Die Antheridienentwicklung ist bekanntlich dadurch ausgezeichnet, daß die Mutterzelle des Antheridiums zunächst in vier Quadranten geteilt wird, und jeder von diesen dann noch zwei Oktanten liefert.

Die Teilungen in diesen wurden nach dem Vorgange von A. Braun so aufgefaßt, daß zunächst eine Perikline die Außenzellen 1 (Fig. 1 A) abtrennt, und dann die Innenzelle durch eine weitere Perikline in die beiden Tochterzellen 2 und 3 sich teilt.

Es sei zunächst die Richtigkeit dieser Annahme vorausgesetzt, und dann der von ihr abweichende neue Befund von Walther erörtert.

Wir nehmen an, daß jeder Oktant einem „Blättchen" eines vegetativen Sprosses entspricht.

Diese Blättchen wachsen bekanntlich mit einer Scheitelzelle, von der durch Antiklinen Segmente abgetrennt werden.

Die Zelle 1 entspricht dann einer Scheitelzelle, von der das Segment abgetrennt wird, das sich in Knoten- und Internodialzelle teilt.

Während nun gewöhnlich die Knotenzelle die der Scheitelzelle zugekehrte Tochterzelle des Segmentes ist, würde dies bei der Antheridienentwicklung nicht der Falll sein. Hier würde vielmehr die nach außen gelegene Zelle 2 zur Internodialzelle, die sich später zum „Manubrium" ausbildet, die innen gelegene dagegen würde zur Knotenzelle.

In dieser Abweichung könnte man einen schwachen Punkt dieser Auffassung sehen. Es sei aber daran erinnert, daß die Regel, wonach der Knoten aus der oberen Tochterzelle des Scheitelzellsegmentes hervorgeht, schon bei den Vegetationsorganen keine ausnahmslose ist. Bei der Blattbildung wird bei der ersten Teilung das basale Segment zum Basalknoten — erst dann stellt sich der übliche Teilungsrhythmus ein. Am Vorkeim aber entstehen aus Einer Gliederzelle zwei Knoten, nach der Spitze hin der Sproßknoten, nach der Basis hin der (zuerst auftretende) Wurzelknoten. Die Polarität der Knotenbildung ist also keine unabänderliche. Demnach unterliegt es, wie mir scheint, keinem

1) W. Hofmeister, Allgemeine Morphologie der Gewächse. Leipzig 1868, S. 633.

Bedenken, wenn wir die innerste Zelle jedes Oktanten als eine Knotenzelle homolog betrachten.

Nach den Untersuchungen von E. Walther[1]) ist jedoch die Teilungsfolge im Antheridium von Nitella (und demzufolge höchstwahrscheinlich auch in dem von Chara) eine andere, als man früher annahm. Jede Oktantenzelle zerfällt zunächst in eine innere (3, Fig. 1 **A**) und eine äußere, und diese teilt sich in eine Wand- (1) und eine spätere Manubriumzelle (2). Walther sagt a. a. O., S. 40: „Diese (die erste Teilung g) entspricht der Formel $V = v + g$, wobei die innere der beiden Tochterzellen den neuen Vegetationspunkt darstellt, demnach mit v zu bezeichnen ist". Die äußere Zelle soll sich dann in eine Knoten- und eine Internodialzelle teilen. Diese Deutung scheint mir aber nicht überzeugend. Daß von den Kernen der Zellen 1 und 2 die äußeren zunächst sich verändern, scheint mir kein Beweis dafür, daß eine der Internodialzelle entsprechende Zelle vorliegt. Es wird das mit der früheren Differenzierung der äußeren Zelle zur Wandzelle zusammenhängen.

Es scheint mir einfacher, die äußere (nicht die innere) Zelle als Scheitelzelle zu betrachten, von der sich nacheinander zwei nicht in Knoten und Internodien sich teilende Zellen abtrennen. Das entspricht genau dem Verhalten eines jungen vegetativen Blättchens von Nitella (und Chara). Es werden von diesen Scheitelzellen Segmente abgegliedert, die erst später sich in Knoten und Internodien teilen. In dem von Walther entnommenen Längsschnitt (Fig. 2) durch die Sproßspitze von Nitella batrachosperma befindet sich z. B. links ein Längsschnitt durch ein junges Blatt. Von dessen Scheitelzelle v^1 haben sich nacheinander zwei Segmente g'_1 und g'_2 abgegliedert. Die unterste Zelle wird zum „Basalblattknoten", die oberste gliedert sich später in einen Knoten und ein Internodium. So bei den beiden untersten Blättchen der Fig. 2). Bleibt aber das Blättchen auf diesem dreizelligen Stadium stehen[2]), so erhalten wir einen ganz ähnlichen Zellkomplex wie in einem Antheridium-Oktanten. Diese Auffassung hat, wie mir scheint, den Vorteil, daß die Zelle, aus der Neubildungen hervorgehen — die innerste — als einer Knotenzelle (g'_1) homolog betrachtet wird. Wir wissen ja, daß die Knoten der Characeen eben die weiter entwicklungs-

1) E. Walther, Entwicklungsgeschichtliche und zytologische Untersuchungen an einigen Nitellen. S. A. aus dem Archiv der Julius Klauss-Stiftung für die Vererbungsforschung usw. Zürich 1929, Bd. IV, Heft 1 (auch Inaug.-Dissert. der Univ. Zürich).

2) Auch am Blattende von Chara unterbleibt ebenso wie beim Vorkeimende vielfach die Gliederung in Knoten und Internodien, namentlich bei reduzierten Blättern (vgl. z. B. Organographie, 3. A., Fig. 108 I).

fähigen Zellen enthalten. Diese Auffassung scheint mir noch einfacher und ungezwungener zu sein, als die nach dem Braunschen Antheridienschema oben aufgestellte. Es scheint mir also die Auffassung der Zelle 2 als (ungeteilt bleibende Knotenzelle, die sich dazu später noch erheblich verlängert) nicht erforderlich. Daß die spermatogenen Fäden unmittelbar aus den innersten Antheridienzellen (nicht wie sonst aus deren Auswüchsen) entspringen könnnen, hat Walther für N. batrachosperma und Nitella hyalinia nachgewiesen.

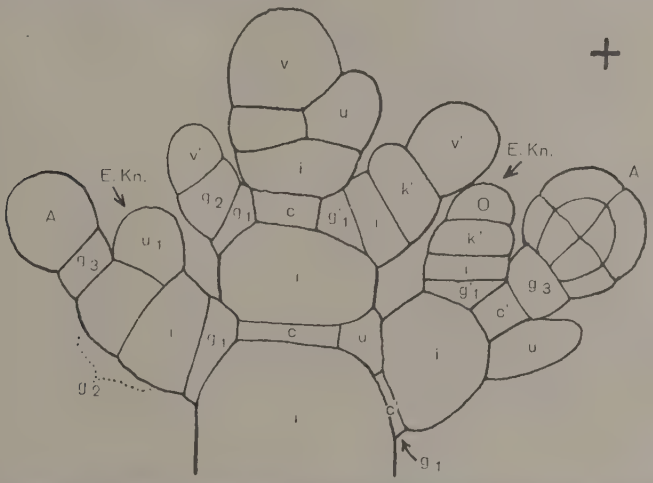


Fig. 2. (Nach Walther). Längsschnitt durch eine Sproßspitze von Nitella batrachosperma. *v* Scheitelzelle des Sprosses, *v'* Scheitelzellen zweier Blättchen, g'_1, g'_2 von der Scheitelzelle abgegliederte Segmente, *k* Knoten, *i* Internodienzellen, *A* Antheridienanlagen, *O* junges Oogon. Vergr. 600.

Im Großen und Ganzen aber stimmt diese Auffassung mit der auf Grund der Braunschen Angaben dargelegten überein, beide sind eine weitere Ausführung meines oben angeführten Satzes [1]).

In Fig. 1 B ist ein Antheridium im Längsschnitt gezeichnet, in welchem durch das starke Flächenwachstum der Wandzellen der innere Zellkomplex sich schon aus seiner festen Verbindung losgelöst hat, aber

1) Damit ist natürlich nicht gesagt, daß die Antheridienstände aus einer einer Knotenzelle entsprechenden Zelle hervorgehen, sondern es wird nur die Teilung der Antheridienstands-Mutterzelle mit der einer Knotenzelle verglichen. Wir wissen ja von anderen Algen, daß in Gametangien und Gametagienständen andere Teilungen vorkommen als in den Vegetationsorganen, so z. B. Längsteilungen bei Thallophyten, deren Vegetationsorgane Zellfäden darstellen. Auch die Zellteilungen, die bei der Bildung der Antheridienstände von Oedogonium auftreten, weichen von den vegetativen zum Teil ab.

die Knotenzellen 3 noch keine Aussprossungen gebildet haben. Die zu „Manubrien" werdenden Internodialzellen sind schraffiert.

In Fig. 1 C ist einer der acht Oktanten so gezeichnet, wie er sich nach Loslösung von den übrigen, also bei freier Entwicklung und ohne Wandzellbildung aus 1 gestalten würde. Es stellt ein Blättchen dar mit einem basalen Knoten, aus welchem seitlich die spermatogenen Fäden hervorsprossen. Auf Einzelheiten (wie die, daß diese Fäden sich verzweigen können) ist dabei nicht Rücksicht genommen.

Zur Unterstützung meiner Auffassung läßt sich folgendes anführen:

Es sei auf die früher erhaltenenen Vergrünungen von jungen Antheridien verwiesen. In Fig 3 I sind *a* und *b* zwei Blättchen, die sich aus einer vierzelligen Antheridienanlage entwickelt haben, die beiden

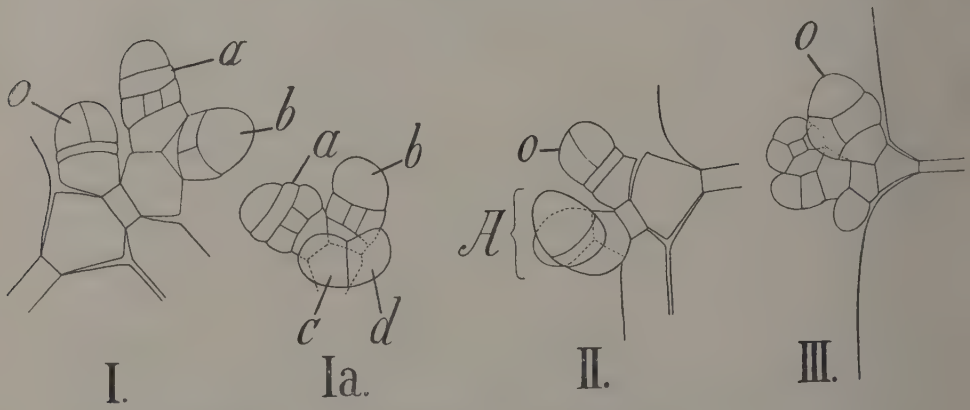


Fig. 3. Künstlich vergrünte Antheridien. Erklärung im Text. *O* Oogon-Anlagen.

Quadranten *c* und *d* sind, wie die Oberansicht I *a* zeigt, nicht ausgewachsen. II zeigt das Auswachsen zweier Zellen einer Antheridienanlage in jüngerem Zustand.

Dieser Versuch zeigt natürlich nur, daß man auf frühen Stadien eine vegetative Entwicklung der Teilzellen einer Antheridienanlage zu Blättchen herbeiführen kann. Er beweist indes nicht, daß phylogenetisch die Antheridienstände aus einer Vereinigung von acht Blättchen hervorgegangen sind.

Aber immerhin stimmt das Verhalten mit unserer Auffassung überein. Und Ernst[1]) hat bei Nitella frei entwickelte (nicht mitein-

1) A. Ernst, Über Pseudohermaphroditismus und andere Mißbildungen der Oogonien bei Nitella syncarpa. Flora 88 (1901), S. 171.

einander verkoppelte) Antheridienträger beobachtet, die ganz unserer Darstellung entsprechen.

Daß die zu Antheridienträgern umgebildeten Blättchen ihre vegetative Entwicklungsmöglichkeit so früh verlieren, dürfte damit zusammenhängen, daß die „Scheitelzelle" dieser Blättchen sehr frühzeitig zur Wandzelle sich umbildet und damit die Fähigkeit zur Weiterentwicklung einbüßt.

Eine genaue Homologisierung der Antheridienträger mit dem Aufbau der Vegetationsorgane wird man nicht erwarten können, weil die ersteren, wie ich annehmen möchte, ein primitiveres Verhalten zeigten, als die letzteren, d. h. einen Aufbau, in welchem der Unterschied zwischen Knoten und Internodien noch nicht so scharf ausgeprägt war, wie das jetzt der Fall ist.

Wenn man etwa die eigenartige Entstehung und Gestalt der Characeen-Spermatozoiden als Grund dafür anführen wollte, daß auch die Antheridien selbst als mit einem verwickelten Aufbau begabt anzusehen seien, so würde das nicht berechtigt sein. Einmal bleibt ja auch unserer Deutung nach der Aufbau des Komplexantheridiums noch sonderbar genug. Und dann können wir die Übereinstimmung in der Gestalt der Moos- und der Characeen-Spermatozoiden damit in Zusammenhang bringen, daß beide sich in enge, schleimerfüllte Hohlräume einbohren müssen, ehe sie die Eizellen erreichen können. Die Moosspermatozoiden in die Archegonienhälse, die Characeen-Spermatozoiden in die Spalten zwischen den Krönchenzellen. Die langgestreckte Gestalt der Mikrogameten stellt also in beiden Fällen unserer Auffassung nach nur eine Parallelbildung dar, die zur Annahme einer Verwandtschaft zwischen Characeen und Moosen nicht berechtigt. Die Annahme, daß die Mikrogametangien der Characeen eigentlich Mikrogametangienstände seien, führt dagegen die Antheridiengestaltung der Characeen auf eine solche zurück, wie sie auch bei anderen „Algen" vorkommt und sucht sie auch mit dem Aufbau der Vegetationsorgane in Einklang zu bringen.

Die Verwicklung im Aufbau der Antheridienstände kam nur durch die höchst merkwürdige „kongenitale Verwachsung" von acht Antheridienträgern zustande. Es darf vielleicht daran erinnert werden, daß die Neigung zu „Verwachsungen" auch sonst bei den Characeen sich findet. So bei den Hüllschläuchen der „Eiknospen" und der (hier gleichfalls „kongenital" vor sich gehenden) Berindung bei Chara u. a. —

Diese Berindung muß auf irgendwelche (vielleicht chemotropische) Anziehung der Hüllschläuche durch die Internodialzellen oder das Oogonium beruhen.

Sie läßt sich leicht aufheben — das Ablösen der Hülschläuche pflegt die erste Reaktion auf einigermaßen abnorme Kulturbedingungen zu sein. Bei den Antheridienständen aber wäre nach unserer Auffassung diese Anziehung eine so starke, daß sie außerordentlich früh eintritt und nur schwer aufgehoben werden kann.

Die früher dargelegte Homologie der „Oogon-" und der „Antheridien"-entwicklung wird durch die oben dargelegte Auffassung nicht verändert.

Walther hat meine früheren Angaben über die Wendungszellen im „Oogon" der Characeen durchaus bestätigt.

Wenn wir also die beiderlei Gametangienstände vergleichen, so können wir sagen: sie gehen beide hervor aus der Endzelle eines „Blättchens", die sich in Oktanten teilt. Diese Oktanten entsprechen acht Seitenblättchen, von denen in den Oogonien alle bis auf eines verkümmern, das zum Oogonium wird. Ursprünglich war wohl ein Oogonstand vorhanden. Am Antheridienstand entwickelten sich alle acht Blättchen weiter, aber nicht einzeln, sondern in kongenitalem Verbande. Sie teilen sich in drei Zellen, ohne daß in diesen Knoten und Internodien abgetrennt werden. Aus der dem Basalknoten eines Blättchens entsprechenden Zelle entstehen als Auszweigungen die Antheridien — entweder unmittelbar oder aus rudimentär bleibenden Seitenblättchen, die aus der Knotenzelle entspringen.

Daß die Entwicklung der weiblichen Gametangienstände eine gegenüber der der männlichen abgekürzte ist, entspricht einem auch sonst nachweisbarem Verhalten [1]). Die „Abkürzung" äußert sich einerseits in der geringeren Zahl der Teilungen, anderseits in dem Sterilwerden einer Anzahl von Zellen (hier der „Wendungszellen").

Zu den übrigen Eigenschaften der Characeen aber gesellt sich der hier vertretenen Auffassung nach die, daß sie ausgerüstet sind nicht mit einzelnen Gametangien, sondern mit Gametangienständen. Die Gametangien selbst aber stimmen nach dieser Auffassung viel mehr mit denen anderer „Algen" überein, als das bisher angenommen wurde.

Die Hofmeistersche Auffassung hat also wohl das Richtige getroffen.

1) Vgl. Goebel, Organographie, 3. A., S. 138ff.

Eingegangene Literatur.

1. Prof. Dr. Ed. Rübel-Zürich, Pflanzengesellschaften der Erde. Mit 242 Figuren und mit einer zehnfarbigen Erdkarte über die klimatischen Formationsklassen. Neu bearbeitet von Prof. Dr. H. Brackmann-Jerosch. Verlag von Hans Huber, Bern-Berlin.
2. Rübel, Ergebnisse der Int. Pflanzengeogr. Exkursion durch die Tschechoslowakei und Polen. (Veröffentl. des Geobot. Inst. Rübel, 6. Heft.) Verlag von Hans Huber, Bern-Berlin. Fr. 16.50

Druck von Ant. Kämpfe in Jena.